

**El ambiente lumínico en plantaciones intensivas de olivo
(*Olea europaea* L.) y su efecto sobre los determinantes y componentes
del rendimiento en aceite**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Silvana Ursula Cherbiy Hoffmann
Ingeniera Agrónoma – Universidad Nacional de Catamarca - 1999

Lugar de trabajo: Centro Regional de Investigaciones La Rioja (CRILAR-CONICET)



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

María Cecilia Rousseaux

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Antonio Juan Hall

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Ph.D. (Biological Sciences), Macquarie University, Australia

JURADO DE TESIS

Director de tesis

María Cecilia Rousseaux

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Natalia Izquierdo

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional de Mar de Plata)

Doctora en Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Mar de Plata)

JURADO

Elías Fereres

Ingeniero Agrónomo (Universidad Politécnica de Madrid)

Ph. D. (Universidad de California)

JURADO

Rubén Bottini

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Río Cuarto)

Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Río Cuarto)

Fecha de defensa de la tesis: 19 de Abril de 2013

AGRADECIMIENTOS

A María Cecilia Rousseaux, por su infinita paciencia y constante guía durante mi formación. Por su gran comprensión e inapreciable apoyo en todo este tiempo. Le agradezco profundamente por esta gran oportunidad que me brindó de aprender, crecer y formarme a su lado.

A Antonio Hall por sus inapreciables aportes. Por su sabiduría, paciencia y humildad. Por sus comentarios certeros que siempre contribuyeron a agudizar mi visión y razonamiento. Por su gran predisposición y gran ayuda en todo este tiempo.

A Peter Searles por sus valiosos y oportunos aportes, por ayudarme desinteresadamente en los análisis de datos cada vez que lo necesité. Por su participación crítica y constructiva durante la escritura de los tres capítulos de resultados.

A David Gorla, director del Instituto CRILAR-CONICET, por poner a mi disposición el parque automotor del instituto, la infraestructura y el equipamiento necesario para desarrollar esta tesis. Asimismo, le agradezco infinitamente la cómoda y hermosa vivienda que habité durante la realización de esta tesis.

A Mario González (*Bocha*), Karis Gottlieb, Eduardo Barbero y Diego Castro por su generosa ayuda, compromiso y cuidadosa dedicación siempre puesta en cada una de las tareas de campo y de laboratorio.

A Déborah Rondanini por los valiosos aportes realizados sobre la cuantificación del crecimiento del fruto durante los experimentos de sombreado artificial. Por su gran generosidad y paciencia durante mi entrenamiento en las técnicas utilizadas en esta tesis para cuantificar la cantidad y calidad de aceite de oliva.

A Fabricio Fernández (INTA-Aimogasta) por su gran ayuda durante la búsqueda del sitio experimental para los experimentos de sombreado artificial en la localidad de Aimogasta.

A Rubén Pérez, Gustavo Fabre y Gustavo Banchero, por permitirme realizar los experimentos en las fincas comerciales a su cargo (Frontera del Oeste S.A., Palas Atenea S.A. y Alto Jagué S.A.) y por la valiosa ayuda brindada en la logística de campo.

A mi tío Medardo Alvarez, Juan González y Mario González, por su incondicional asistencia durante el armado de las estructuras utilizadas en los experimentos de sombreado artificial.

A Valente Rodríguez y José Luis San Martín, del área de mantenimiento de CRILAR-CONICET, por su ayuda y gran predisposición a todos mis requerimientos en relación a los pedidos de vehículos y/o implementos que necesitaba utilizar durante la parte experimental de esta tesis.

A Javier Torrén por su generosa ayuda y gran predisposición para solucionar los distintos problemas que surgían con mi computadora, con la instalación de programas, etc.

A Carlos Carloni de la Biblioteca Central de la Facultad de Agronomía, UBA, por su inestimable gestión y ayuda en todos mis requerimientos de material bibliográfico.

A Mabel Bressan y demás integrantes de la Escuela para Graduados de la Facultad de Agronomía, UBA por su gentil atención y predisposición para atender todos mis requerimientos.

A Norberto Caminoa, Alberto Jorge Sfeir, Manuel Velazco y Walter Robledo de la Universidad Nacional de Chilecito (UNDeC) por mi incorporación a esa Casa de Altos Estudios y por autorizarme a destinar la mayor parte de mi tiempo a la culminación de esta tesis. Mi infinito agradecimiento por el acompañamiento y confianza puestos en este proyecto, que permitieron la culminación de esta tesis.

Muy especialmente,

A mi mamá, mi hermana Leticia y a mis tíos Sofía y Medardo, que sin su amor, su infinita paciencia, sus palabras de aliento y su apoyo incondicional, no hubiera podido alcanzar esta meta.

A mis compañeros y amigos del Grupo Olivo (integrantes y ex integrantes): Guillermo Correa-Tedesco, Déborah Rondanini, Diego Castro, Vale Albarracín, Martín Agüero-Alcaráz, Vanesa Aybar, Fabricio Fernández, Georgi García-Inza, Eduardo Barbero y Karis Gottlieb: por los inolvidables momentos compartidos, por su cariño y gran apoyo durante todo este tiempo.

A Verónica Valentinuzzi, Stella Maris de la Vega, Patricia Diez, Silvia Catalá, Anita Villacis, María Belén Romero, Luciana Abrahan, Mario González (*Bocha*), Norma Karina Morales, Alberto Sfeir, Patricia Figuerola y María Cecilia Rousseaux: por su cariño, por sus consejos, por ayudarme a clarificar mis ideas y a alentarme constantemente a seguir adelante aun cuando los obstáculos parecían invencibles.

A mis compañeros del Instituto CRILAR-CONICET, a quienes siempre recuerdo con mucho cariño y alegría.

Y a todas aquellas personas que de una u otra manera, a quienes tengo muy presentes en mi corazón, contribuyeron en la concreción de esta meta.

In Memoriam

Abue Basilia, tía Blanca y tío Federico.

Emma Wuscowi (*Chongui*) de CRILAR-CONICET.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Silvana Ursula Cherbiy Hoffmann

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

El contenido del Capítulo 2 fue publicado como Cherbiy-Hoffmann, S.U., Searles, P.S., Hall, A. J., Rousseaux, M.C. (2012). Influence of light environment on yield determinants and components in large olive hedgerows following mechanical pruning in the subtropics of the Southern Hemisphere. *Scientia Horticulturae* 137, 36-42.

El contenido del Capítulo 4 fue publicado como Cherbiy-Hoffmann, S.U., Hall, A. J., Rousseaux, M.C. (2013). Fruit, yield, and vegetative growth responses to photosynthetically active radiation during oil synthesis in olive trees. *Scientia Horticulturae* 150, 110-116.

INDICE GENERAL

	Página
Agradecimientos	iii
Declaración	vii
Publicaciones derivadas de la tesis	ix
Indice General	xi
Indice de Tablas	xii
Indice de Figuras	xv
Indice de Fotos	xxiii
Indice de Apéndices	xxv
Abreviaturas	xxvii
Resumen	xxix
Abstract	xxxi
 <u>Capítulo 1:</u> Introducción General	 33
1.1 Introducción	35
1.2 Objetivos e hipótesis	44
1.3 Estructura de la tesis	48
 <u>Capítulo 2:</u> Caracterización del ambiente lumínico en un canopeo continuo. Su influencia sobre los determinantes y componentes del rendimiento	 51
2.1 Introducción	53
2.2 Materiales y métodos	55
2.3 Resultados	61
2.4 Discusión	70
 <u>Capítulo 3:</u> Periodos cortos de sombreo durante el cuaje y el inicio del crecimiento activo del mesocarpo. Su influencia sobre la generación del rendimiento y el crecimiento vegetativo	 77
3.1 Introducción	79

3.2 Materiales y métodos	83
3.3 Resultados	90
3.4 Discusión	102
<u>Capítulo 4: Respuestas de los componentes del rendimiento y del crecimiento vegetativo a distintos niveles de sombreo durante la fase de activo crecimiento del mesocarpo</u>	107
4.1 Introducción	109
4.2 Materiales y métodos	110
4.3 Resultados	116
4.4 Discusión	124
<u>Capítulo 5: Discusión general</u>	127
5.1 Respuestas asociadas a los valores de la PAR determinadas por la posición dentro del canopy.	129
5.2 Respuestas a la PAR definidas a través de manipulación directa de la irradiancia.	133
5.3 Respuestas a la PAR de los determinantes y componentes del rendimiento: Contrastes entre experimentos	138
5.4 Líneas futuras de investigación y las potenciales aplicaciones de los resultados	147
<u>Referencias</u>	149
<u>Apéndices</u>	159

INDICE DE TABLAS

Página

Tabla 3.1: Tasa de crecimiento relativa del fruto y tasa relativa de 94
acumulación de aceite de frutos cosechados al final de cada período de
sombreado (durante la sombra), a los 45 días expuestos a pleno sol (durante
los 45 días posterior a la sombra) y a cosecha final (entre 45 y cosecha final).
Los períodos considerados son I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde
21/11/2007 a 22/12/2007), y III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Los valores
corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de
sombreo utilizados: 3, 20, 40 y 70% (control) de PAR incidente. Las letras
diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre
tratamientos ($P < 0.05$).

Tabla 3.2: Incremento en longitud de rama no fructífera (cm) y tasa de 95
crecimiento relativa ($\text{mm cm}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) de ramas para dos momentos de
medición (al finalizar el periodo de sombreado y a cosecha final). Los
períodos considerados son I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde
21/11/2007 a 22/12/2007), y III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Los valores
corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de
sombreo utilizados: 3, 20, 40 y 70% (control) de sombreado. Las letras
diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre
tratamientos ($P < 0.05$).

Tabla 3.3: Número de frutos por inflorescencias en ramas fructíferas al 103
finalizar el periodo de sombreado. Los períodos considerados son I (desde
22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007), y III (desde
22/12/2007 a 23/1/2008). Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error
standard para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40 y 70% (control) de
sombreo. Las letras similares indican que no hubo diferencias estadísticamente
significativas entre tratamientos ($P > 0.05$).

Tabla 4.1: Pesos promedios del carozo (endocarpo + semilla) y la pulpa (mesocarpo + exocarpo) de frutos provenientes del tratamiento control (70% de PAR incidente). El endurecimiento del endocarpo ocurrió 60 días después de plena floración ($n = 4$). 114

Tabla 4.2: Efectos de los tratamientos sobre las tasas de incremento de materia seca del fruto y de la concentración de aceite durante el periodo de tratamiento. Los valores son las pendientes de las relaciones lineales ajustadas a los datos ($n = 4$). Diferentes letras dentro de una columna indican diferencias significativas ($P < 0.05$). 121

Tabla 4.3: Efectos de los tratamientos sobre las tasas de crecimiento relativa (RGR) del fruto, de ramas no fructíferas y del área seccional cruzada del tronco (TCSA) sobre la fase de activo crecimiento del mesocarpo ($n = 4$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$) y letras en *itálica* indican diferencias marginalmente significativas entre tratamientos ($P = 0.08$). 122

INDICE DE FIGURAS

Página

Fig. 1.1: Relación entre el rendimiento y la radiación solar interceptada por 37
unidad de superficie en manzano (tomado de Wunsche et al. 2000a,b).

Fig. 1.2: Ciclo bienal del cultivo del olivo. En este esquema se resumen los 44
procesos vegetativos (formación de yemas axilares y crecimiento de brotes) y
reproductivos (formación de yema floral e inflorescencias, floración, cuaje,
crecimiento del fruto y cosecha) que ocurren durante dos estaciones de
crecimiento consecutivas. (1) endurecimiento del endocarpo (carozo), (2)
crecimiento del mesocarpo (pulpa), (3) envero (cambio de color del fruto),
(4) maduración. Nótese la ocurrencia en paralelo de los procesos vegetativos
y reproductivos (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres
2005; Pastor Muñoz-Cobos 2005; Rallo y Cuevas 2008).

Fig. 2.1: Metodología utilizada para determinar la distribución de la PAR y 56
las variables estudiadas sobre 60 posiciones ubicadas dentro del seto. El eje
horizontal indica las posiciones marcadas al nivel del suelo (en metros)
siguiendo la dirección perpendicular a la fila de árboles. El eje vertical indica
cómo se proyectaron en altura las posiciones marcadas al nivel suelo en
altura (en metros).

Fig. 2.2: Valores medios mensuales de (a) la radiación diaria 64
fotosintéticamente activa (PAR), (b) temperaturas diarias máximas y
mínimas, y (c) las precipitaciones totales mensuales para 2005-2006 y 2006-
2007. Las líneas continuas muestran los valores históricos (1991-2007) de la
estación meteorológica del Servicio Meteorológico Nacional en el aeropuerto
de Catamarca (14 km desde el sitio experimental).

Fig. 2.3: Dimensiones del seto y el ambiente lumínico (a) el inicio de la 65
temporada 2005-2006 (línea de puntos), (b) al final de la temporada 2005-
2006 (línea discontinua) y (c) al final de la temporada 2006-200007 (línea

continua). P indica los lados podados y NP el lado sin podar. Categorías de los niveles de PAR recibida dentro del seto (expresado como % de la PAR diaria incidente por encima de la plantación) se muestran en sombreado: $PAR > 60\%$ (gris claro), entre el 20% y el 60% (gris oscuro), y $\leq 20\%$ (negro). El número (1) indica los límites de la zona de medición de la PAR. Los valores corresponden al promedio de 3 árboles.

Fig. 2.4: Las relaciones entre la densidad de hojas (número de hojas por litro) 66
próxima al final de la primera temporada (Abril 2006) y la radiación fotosintéticamente activa recibida en diferentes posiciones dentro del seto a mediados del verano (Febrero 2006; PAR) para el (a) lado no podado, (b) lado E podado, y (c) lado superior podado. La PAR incidente diaria recibida por encima de la plantación durante el día de la medición fue de $37.8 \text{ mol PAR m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles. Tenga en cuenta la diferencia de la escala en el eje-y entre el panel (a) y los paneles (b) y (c).

Fig. 2.5: Relaciones entre la densidad de inflorescencias (número de 67
inflorescencias por litro) en la primavera 2006 (fines de Septiembre) y la radiación fotosintéticamente activa recibida en diferentes posiciones dentro del seto a mediados del verano (Febrero 2006; PAR) para el (a) lado no podado, (b) lado E podado, y (c) lado superior podado. La PAR incidente diaria recibida por encima de la plantación durante el día de la medición fue de $37.8 \text{ mol PAR m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles.

Fig. 2.6: Relaciones entre el (a) cuaje (número de frutos por inflorescencia) y 69
(b) densidad de frutos (número de frutos por litro) con la radiación fotosintéticamente activa (PAR) recibida en diferentes posiciones dentro del seto durante la primavera (fines de Septiembre 2006) de la segunda temporada de crecimiento. La PAR incidente diaria recibida por encima de la

plantación durante el día de la medición fue de $45.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles. Lado no podado (símbolos cerrados); lado E podado (símbolos abiertos); lado superior podado (X).

Fig. 2.7: Las relaciones entre el (a) peso seco del fruto y (b) la concentración de aceite (% sobre base de peso seco) con radiación fotosintéticamente activa (PAR) recibida en las diferentes posiciones dentro del seto durante la primavera (fines de Septiembre 2006) de la segunda temporada de crecimiento. La PAR incidente diaria recibida por encima de la plantación durante el día de medición fue de $45.7 \text{ mol PAR m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles. Lado no podado (símbolos cerrados); lado E podado (símbolos abiertos); lado superior podado (X).

Fig. 3.1: Esquema de las fases fenológicas estudiadas durante los periodos de sombreado. Los rectángulos grises señalan el periodo abarcado por los tratamientos de sombreado artificial (I: 22/10/2007 a 21/11/2007; II: 21/11/2007 a 22/12/2007 y III: 22/12/2007 a 23/1/2008). Las fases fenológicas correspondientes a la temporada concurrente se indica con una línea continua mientras que aquellas correspondientes a la siguiente temporada se marcaron con una línea discontinua (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres 2005; Rallo y Cuevas 2008).

Fig. 3.2: Vista en lateral de la estructura de sombreado artificial.

Fig. 3.3: (a) Radiación fotosintéticamente activa incidente y (b) temperaturas máximas y mínimas diarias registradas durante la estación de crecimiento 2007/08 en Aimogasta, La Rioja (Argentina).

Fig. 3.4: Peso seco (g/fruto) y porcentaje de aceite sobre peso seco (%) al

final de cada período de sombreado (a, b) y a los 45 días posteriores al sombreado (c, d). Se aplicaron 4 niveles de sombreado artificial: 3, 20, 40 y 70% (control) de PAR incidente durante el Periodo I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), Periodo II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007), y Periodo III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Las líneas de guiones señalan el valor de las variables al inicio de los ensayos (Periodo I: 0.00 g/fruto, 0.00% aceite; Periodo II: 0.18 g/fruto, 1.64% aceite; Periodo III: 0.35 g/fruto, 3.55% aceite). Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos dentro de un mismo período. La PAR incidente diaria promedio desde 22/10/07 hasta el 23/1/08 fue $58 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. DPF: después de plena floración.

Fig. 3.5: Tasa de crecimiento relativa del peso seco por fruto (●) y de rama no fructífera (sin frutos) (□) determinadas al final del (a) Periodo I, (b) Periodo II y (c) Periodo III. La tasa de crecimiento relativa se expresó en porcentaje en función del control. Los tratamientos se expresaron como porcentaje de PAR incidente (3%, 20%, 40% y 70%). 96

Fig. 3.6: Relación entre el peso seco del fruto a cosecha final y el peso seco del fruto después del sombreado artificial (a, b, c) y el peso seco del fruto a los 45 días de finalizado el sombreado (d, e, f). Los períodos considerados son: I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007) y III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Los niveles de sombreado se expresaron como 3, 20, 40 y 70% (control) de PAR incidente. La PAR incidente diaria promedio desde 22/10/07 hasta el 23/1/08 fue $58 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. 98

Fig. 3.7: (a) Densidad de frutos ($\#/\text{m}^3$ de copa), (b) peso seco de los frutos (g/fruto), (c) concentración de aceite (% en peso seco) y (d) rendimiento en aceite (kg/m^3 de copa) provenientes de la cosecha realizada el 1/4/2008 para todos los tratamientos y períodos conjuntamente. Los períodos considerados son: Periodo I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), Periodo II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007), y Periodo III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). En todos los casos los valores corresponden a los frutos cosechados del lado 100

sombreado (lado Norte) de los árboles. Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40 y 70% de sombreado. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos dentro de un mismo período. La PAR incidente diaria promedio desde 22/10/07 hasta el 23/1/08 fue 58 moles $m^{-2} \text{ día}^{-1}$.

Fig. 3.8: Floración de retorno medida en la siguiente campaña expresado como número de inflorescencias dividido por el total de yemas localizadas sobre ramas que fueron sombreadas en la campaña anterior. Los datos representan el promedio para los 3 períodos de sombreado (i.e., I, II y III) y para las cuatro repeticiones por tratamiento y período. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos. (ANOVA, datos transformados: raíz cuadrada de las observaciones ($Y^{1/2}$)).

Fig. 4.1: Esquema de las fases fenológicas estudiadas durante el experimento de sombreado. El rectángulo gris señala el periodo abarcado por los tratamientos de sombreado artificial (23/1/2008 al 22/5/2008). Las fases fenológicas correspondientes a la temporada concurrente se indica con una línea continua mientras que aquellas correspondientes a la siguiente temporada se marcaron con una línea discontinua (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres 2005; Rallo y Cuevas 2008).

Fig. 4.2: (a) Radiación fotosintéticamente activa diaria (PAR), and (b) temperaturas máximas y mínimas diarias registradas durante la estación de crecimiento 2007/2008. Las líneas punteadas verticales y el rectángulo negro indican el periodo de sombreado.

Fig. 4.3: Relaciones entre (a) densidad de frutos, (b) peso seco del fruto, (c) concentración de aceite, y (d) rendimiento final en aceite y la PAR promedio diaria medido en la porción externa de la copa sombreada (0.25 m). Los tratamientos de sombreado artificial se indican en las figures como la proporción promedio de la PAR recibida por los árboles durante el estudio (\blacksquare : 3%, \blacktriangledown : 20%, \blacktriangle : 40% , \circ : 70%). En las figuras b, c y d, la fleche ubicada

en el eje-x indica el valor umbral de PAR. La PAR incidente diaria promedio (I_0) durante el experimento fue $42.9 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Fig. 4.4: Relaciones entre el incremento durante el periodo de tratamiento en (a) longitud de ramas no fructíferas (sin frutos) y (b) en el área seccional cruzada del tronco (TCSA) y la PAR diaria promedio. Los tratamientos de sombreado artificial se indican en las figuras como la proporción promedio de PAR recibida por los árboles durante el estudio (■: 3%, ▼: 20%, ▲: 40%, ○: 70%). La PAR incidente diaria promedio (I_0) durante el experimento fue $42.9 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. 119

Fig. 4.5: Relaciones entre las tasas de crecimiento relativa normalizadas (con respecto a los valores del control [70% PAR]) y los tratamientos de sombreado (% de PAR incidente bajo las redes mediasombras) para (a) peso seco del fruto y (b) elongación de ramas no fructíferas y área seccional cruzada del tronco (TCSA). Cada punto es el promedio de 4 árboles por tratamiento y las líneas verticales indican el error estándar. 120

Fig. 4.6: Dinámicas de (a) peso seco por fruto, (b) concentración de aceite y (c) incremento en la longitud de ramas no fructíferas (sin frutos). El rectángulo negro identifica el periodo sobre el cual se aplicaron los tratamientos (Enero-Mayo 2008) y la línea punteada horizontal indica el peso y la concentración de aceite del fruto al inicio del estudio. Los tratamientos de sombreado artificial se expresaron como porcentaje de PAR incidente. Cada punto es el promedio de 4 árboles por tratamiento y las líneas verticales indican el error estándar (no aparecen cuando la línea es más pequeña que el símbolo). El tiempo en días después de plena floración (DPF) se indica debajo del eje-x. Letras diferentes en los grupos verticales ubicados arriba o debajo de los puntos de datos para cada medición indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$). 123

Fig. 5.1: Esquema de las fases fenológicas y de los periodos de sombreado aplicados. Los rectángulos de color gris señalan los periodos de sombreado de 135

un mes de duración cada uno (I: 22/10/2007 a 21/11/2007; II: 21/11/2007 a 22/12/2007 y III: 22/12/2007 a 23/1/2008). El rectángulo de color negro señala el periodo de sombreo que duró 4 meses consecutivos. Las fases fenológicas correspondientes a la temporada concurrente se indica con una línea continua mientras que aquellas correspondientes a la siguiente temporada se marcaron con una línea discontinua (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres 2005; Rallo y Cuevas 2008).

Fig. 5.2: Relación entre la proporción de inflorescencias (yema⁻¹) y la irradiancia PAR expresada en mol m⁻² d⁻¹. En la figura se muestran por un lado, los resultados obtenidos en el ensayo en que la PAR se midió en diferentes posiciones dentro del seto (línea de guiones). Por el otro lado, se graficaron los resultados obtenidos del ensayo de manipulación directa de la PAR (Cap.3), acotados a una posición fija del exterior de la copa sombreada (a 0.25 m de la periferia) (gráfico de barras). Los distintos niveles de PAR fueron manipulados utilizando redes mediasombras de distinta transmitancia (2 a 43 mol m⁻² d⁻¹). 140

Fig. 5.3: En la figura se muestra la proporción de frutos cuajados (inflorescencia⁻¹) obtenida desde el ensayo en que la PAR se midió en diferentes posiciones dentro del seto (línea de guiones) y desde el ensayo de manipulación directa de la PAR (Cap.3) con una posición de muestreo fija en el exterior del canopeo (gráfica de barra). Los distintos niveles de PAR fueron manipulados utilizando redes mediasombras de distinta transmitancia (2 a 43 mol m⁻² d⁻¹). 142

Fig. 5.4: Relaciones entre (a) peso seco del fruto y (b) concentración de aceite y la PAR, derivadas a partir de diferentes aproximaciones experimentales. Se muestran, por un lado, los resultados obtenidos en ensayos en que el PAR se midió en diferentes posiciones dentro del seto (líneas discontinuas): Connor et al. (2009) (---) y Cherbiy-Hoffmann et al. (2012) (...), y por otro, los resultados obtenidos mediante manipulación directa de la PAR (Cap.4) utilizando redes mediasombras de distinta transmitancia (■: 3%, ▼: 20%, ▲: 40%, ○: 70% de PAR incidente [1 a 36 144

$\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$]), acotados a una posición fija del exterior de la copa sombreada (a 0.25 m de la periferia). El rango de PAR equivalente. En las figuras, la flecha ubicada en el eje-x indica el valor umbral de PAR.

INDICE DE FOTOS

Página

Foto 1.1: Olivar en seto (var. Arbequina) de 11 años de edad típico del Valle Central de Catamarca (Argentina). El marco de plantación es de 8 x 4 m y los árboles tienen una altura promedio de 5.5 m. La altura de la vara ubicada en el centro del árbol es de 4 m. 36

Foto 2.1: En la foto se muestra la forma en la cual se midió la irradiancia PAR a nivel del canopy sobre dos posiciones (de las 60 en total) ubicadas a una altura de (a) 1.0 m y (b) 3.5 m. En (a) se observa también el jalón graduado y la cuadrícula utilizados para marcar las 60 posiciones en el canopy. En (c) se muestra el andamio utilizado para acceder a las posiciones ubicadas a una altura > 2m. 59

Foto 2.2: Estructura metálica de dimensiones y volumen conocido (1 m de longitud x 0.1 m de ancho x 0.1 m de alto; 0.01 m³) utilizada para el recuento de las variables respuestas. Para realizar las mediciones la estructura fue ubicada en las mismas posiciones dónde se colocó la barra integradora de PAR. 60

Foto 3.1: Estructuras de sostén con telas mediasombra correspondientes a los tratamientos de 3% y 70% de transmitancia PAR (a y b, respectivamente). (c) Las sombras fueron colocadas sobre la cara norte de los árboles de manera de facilitar el movimiento de aire (i.e., los vientos predominantes en la región provienen del Sur) y así minimizar el efecto sobre otras variables microclimáticas (i.e., temperatura, humedad relativa). 86

INDICE DE APENDICES

Página

Apéndice I: Coeficientes de determinación de los ajustes lineales o bilineales entre la PAR y los componentes y determinantes del rendimiento en aceite, derivados de diferentes posiciones en el seto y de distintos momentos de medición de la PAR (Cap. 2). 161

Apéndice II: Concentración promedio de granos de pólen ($\# \text{ cm}^{-2}$) determinada en trampas colocadas a 2 m de altura sobre cada estructura de sombreo, tanto en su interior como en el exterior. Los valores corresponden al valor promedio ($n=3$) \pm error estándar. Se muestran los datos para los cuatro niveles de sombreo utilizados ($P > 0.05$). 162

Apéndice III: Relación entre la elongación de ramas no fructíferas medida durante el cuaje y la PAR promedio diaria medida en la porción externa de la copa sombreada (0.25 m). Los tratamientos de sombreo artificial se indican en la figura como la proporción promedio de la PAR recibida por los árboles durante el estudio (\blacksquare : 3%, \blacktriangledown : 20%, \blacktriangle : 40% , \circ : 70% [control]). La PAR incidente diaria promedio (I_o) durante el Periodo I (i.e., cuaje) fue $63 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. 163

Apéndice IV: Coeficientes de determinación y valor de P para los ajustes lineales entre el rendimiento en aceite determinado a cosecha final y sus componentes, derivados de una posición externa de la copa sombreada (Cap. 3). Los componentes del rendimiento en aceite fueron medidos en dos momentos (i.e., después del sombreo y a cosecha final), a excepción de la densidad de frutos, el cual fue determinado al momento de la cosecha final. 164

Apéndice V: Número de frutos (nudo^{-1}) contabilizados en ramas fructíferas ubicadas a 2 m de altura en la parte externa de la copa sombreada (i.e., 0.25 m) en 3 momentos (i.e., antes y después del sombreo, y a cosecha final). Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de 165

sombreo utilizados: 3, 20, 40, y 70% (control) de PAR incidente. En todos los casos $P > 0.05$. Nótese que el número de frutos medido en el Periodo I “antes del sombreado” es alto porque todavía no había acontecido la abscisión natural de frutos.

Apéndice VI: Floración de retorno medida en la siguiente campaña 166 (Septiembre 2008) expresada como número de inflorescencias dividido por el total de yemas axilares de ramas expuestas a los distintos niveles de sombreado en la estación de crecimiento anterior (23/1/2008 al 22/5/2008) (Cap. 4). Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40, y 70% (control) de PAR incidente ($P > 0.05$).

Abreviaturas

ANOVA: (analysis of variance) análisis de la varianza

Año on / off:

$^{\circ}\text{Cd}^{-1}$: grados-día

cm: centímetro

DPF: después de plena floración

E: este

Fig.: figura

g: gramo

I: irradiancia

kg: kilogramo

m: metro

mg: miligramo

mm: milímetro

O: oeste

PAR: (photosynthetically active radiation) radiación fotosintéticamente activa

RGR: (relative growth rate) tasa de crecimiento relativo

R/RL: relación rojo/ rojo lejano

RL: rojo lejano

TCSA: (trunk cross sectional area) área seccional cruzada del tronco

RESUMEN

El ambiente lumínico en plantaciones intensivas de olivo (*Olea europaea* L.) y su efecto sobre los determinantes y componentes del rendimiento en aceite

Maximizar la productividad en las plantaciones densas de olivo requiere de un manejo apropiado de la iluminación del canopeo. Pero el limitado conocimiento acerca de la respuesta del rendimiento a la radiación fotosintéticamente activa (PAR) dificulta su logro. Además, los periodos potencialmente críticos, donde el rendimiento sería sensible al sombreado, y el efecto de la poda sobre la respuesta a la PAR, han sido escasamente estudiados. Esta tesis se centró sobre las relaciones entre los determinantes y componentes del rendimiento, y la PAR, utilizando dos aproximaciones. En primer lugar, se caracterizó el ambiente lumínico en distintas posiciones de un seto en dos estaciones de crecimiento y se estableció su relación con los determinantes y componentes del rendimiento. Las yemas axilares e inflorescencias respondieron bilinealmente a la PAR aunque la poda alteró esta respuesta. El peso seco del fruto y la concentración de aceite respondieron linealmente a la irradiancia. En segundo lugar, se manipuló directamente el nivel de PAR (3 a 70% de PAR incidente) con redes mediasombra en árboles semi-aislados, focalizando las mediciones en una posición externa de la copa. Combinando ambos enfoques, se contrastaron las funciones de respuestas derivadas de distintas posiciones en el seto (primera aproximación) con aquellas obtenidas en una posición externa de la copa (segunda aproximación). Utilizando la segunda aproximación se demostró que la inducción floral, el cuaje y llenado del fruto son periodos críticos para el rendimiento bajo PAR limitante. También fue posible establecer que los frutos evidenciaron una mejor capacidad de recuperación después de retirar los tratamientos, cuando el periodo de post-sombreo precedió y/o aconteció durante la división celular del fruto. La información aquí generada podría mejorar el modelado de la estructura óptima del canopeo, que asegura una óptima intercepción de la PAR y un alto rendimiento.

Palabras clave: determinantes y componentes del rendimiento, ambiente lumínico, umbral crítico de PAR, tasa de crecimiento relativa, periodos críticos, capacidad de recuperación del fruto

ABSTRACT

Light environment in intensive olive orchards (*Olea europaea* L.) and its effect on the determinants and components of oil yield

Maximizing productivity in dense olive orchards requires proper management of canopy light environment. This is difficult to achieve due to limited knowledge of yield response to photosynthetically active radiation (PAR). Potentially critical periods in which yield is particularly sensitive to shading and the role of pruning in altering responses to PAR have previously been little examined. This thesis focused on the relationship between determinants and components of yield and PAR using two approaches. Firstly, light environment was characterized in different positions within a hedge in two growing seasons and the relationship between PAR and yield determinants and components was assessed. Axillary buds and inflorescences were maximized with 20% of incident PAR but pruning altered this response. Fruit dry weight and oil concentration responded linearly to PAR over the studied range (0 – 50 % incident PAR). Secondly, shade cloth was used to directly manipulate the PAR level (3 – 70 % incident PAR) received by well-spaced trees, focusing measurements on external canopy positions. Combining information from these two approaches, response functions derived from different positions in the hedge (first approach) could be compared to functions obtained only from external canopy positions (second approach). Based on the responses obtained from the external positions under the shade cloth, it was defined that flower induction, fruit set and fruit filling are critical periods for yield under limiting PAR. It also showed that fruit have priority over vegetative branches in photo-assimilate partitioning, and that fruit have a greater capacity to recover during the post-shading period likely because fruit cell division was not yet completed. The information generated could lead to improving the modeling of canopy optimal structure, which ensures optimum PAR intercepted and high yield.

Keywords: yield determinants and components, light environment, PAR thresholds, relative growth rate, critical periods, fruit recovery capacity

Capítulo 1***Introducción General***

1.1 INTRODUCCIÓN

1.1.1 Introducción general

El olivo (*Olea europaea* L.) es una especie frutal perenne de hojas persistentes originaria del Mediterráneo, cuyo cultivo data de seis milenios atrás en Asia Menor (Zohary y Spiegel-Roy 1975). Su distribución geográfica en ambos hemisferios se ubica entre las latitudes de 30° y 45°, concentrándose el 98 % de la producción mundial en la Cuenca del Mediterráneo (Civantos 2004). En la Argentina, había 29.000 ha de olivo cultivadas de forma tradicional hasta 1990, ubicadas principalmente en las provincias de Mendoza y San Juan (latitud 32-35 °S).

Las fincas tradicionales de olivo se caracterizan por su baja densidad de plantación (80-100 árboles ha⁻¹), por el uso del riego de baja frecuencia (por inundación), y en general, por su baja productividad por unidad de superficie (MAGPyA 2004). En los últimos 20 años, la superficie olivícola argentina se triplicó principalmente por la aplicación de leyes de promoción agrícola y por el uso del agua subterránea (MAGPyA 2004). La mayoría de las nuevas plantaciones se encuentran en las provincias de Catamarca y La Rioja (Región del Chaco Árido, latitud 29 °S) donde el clima se caracteriza por temperaturas medias del aire y precipitaciones estivales típicamente mayores que aquellas en zonas de producción de la Cuenca Mediterránea (Ayerza y Sibbet 2001). Estas condiciones frecuentemente resultan en altas tasas de crecimiento vegetativo (Correa-Tedesco et al. 2010). Además, los árboles de las fincas modernas son conducidos en seto, a veces de gran porte (Foto 1.1), que son manejados a través de la poda mecánica y cosechados con grandes máquinas que cabalgan sobre la fila de árboles (Ferguson et al. 2010; Gómez-del-Campo et al. 2010). En general, estas fincas modernas se caracterizan por una alta productividad potencial por unidad de superficie propiciada por una alta densidad de plantación (200-400 a 2000 árboles ha⁻¹) y por el uso del riego de alta frecuencia (riego por goteo) en el cual también se distribuyen los fertilizantes.

1.1.2 Densidad de plantación y producción en árboles frutales

La productividad de las nuevas plantaciones de olivo ha aumentado en los últimos años debido al cultivo en alta densidad de plantación (300 a 2000 árboles ha^{-1}) bajo riego por goteo y fertirrigación (Navarro y Parra 2004). Altas densidades de plantación posibilitan una eficiente interceptación de la radiación fotosintéticamente activa (PAR). La combinación de densidad y marco de plantación permite minimizar la proporción de radiación que incide en la entrefila del cultivo y así optimizar su interceptación por unidad de superficie. De este modo, la producción de materia seca y consecuentemente el rendimiento, aumentan linealmente por unidad de superficie (hasta determinado límite superior) junto con la cantidad de PAR interceptada por el cultivo (e.g., Monteith 1977, Mariscal et al. 2000; Villalobos et al. 2006).



Foto: A. Seco

Foto 1.1. Olivar en seto (var. Arbequina) de 11 años de edad en el Valle Central de Catamarca (Argentina). El marco de plantación es de 8 x 4 m y los árboles tienen una altura promedio de 5.5 m. La altura de la vara ubicada en el centro del árbol es de 4 m.

En los árboles frutales cuando la proporción de PAR interceptada supera el 50%, el rendimiento frecuentemente tiende a disminuir (Fig. 1.1) asociado con el aumento del

sombreado en el interior del canopeo (e.g., manzano, Wunsche y Lakso 2000a, b; duraznero, Grossman y DeJong 1998; olivo, Villalobos et al. 2006). Para las distintas densidades de plantación de olivo se estableció un volumen óptimo de canopeo (e.g., $12.000 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ para un densidad de 250-300 plantas ha^{-1} bajo riego) que facilita las labores culturales (e.g., cosecha mecanizada) y mejora la distribución de la luz en su interior (Pastor Muñoz-Cobo y Humanes-Guillén 2006). Sin embargo, para optimizar su manejo a través de la poda (i.e., decisiones acerca de momento e intensidad de poda) es necesario conocer primero las funciones de respuesta a la PAR de los determinantes (i.e., densidad de yemas florales, proporción de yemas florales que dan origen a frutos), y componentes (número y tamaño de frutos, y concentración de aceite) del rendimiento y la ubicación temporal, a lo largo de una o más estaciones de crecimiento, de los períodos críticos para dichos determinantes y componentes. Por otra parte, se sabe (e.g., Gucci y Cantini 2000; Pastor Muñoz-Cobo y Humanes-Guillén 2006) que la poda induce cambios en el hábito de crecimiento de la copa de los árboles de olivo y que también afecta la densidad de inflorescencias (producto de que las flores derivan de yemas inducidas en la temporada anterior a la de floración). A pesar de que la poda, por su efecto sobre el hábito de crecimiento, influye en la distribución de la irradiancia dentro de la porción podada del canopeo, no ha sido estudiado hasta el momento si la poda puede cambiar las respuestas a la PAR de los determinantes y componentes del rendimiento.

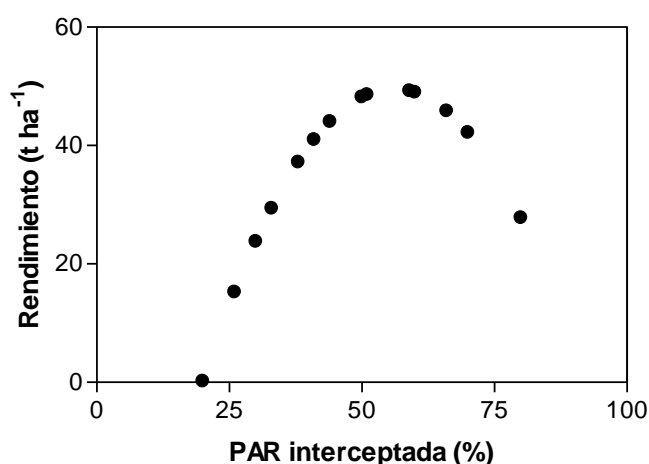


Fig.1.1. Relación entre el rendimiento y la radiación solar interceptada por unidad de superficie en manzano (tomado de Wunsche y Lakso 2000a,b)

1.1.3 Caracterización del ambiente lumínico y producción en árboles frutales

Para caracterizar el ambiente lumínico en canopeos de árboles frutales, a diferencia de lo que ocurre en canopeos continuos de cultivos anuales (e.g., trigo, soja, girasol), se requiere conocer cuanta radiación incide sobre las caras externas de la copa y como se distribuye hacia su interior determinando los perfiles de extinción (Green et al 2003). Para modelar la estructura óptima del canopeo del olivar en seto, Connor (2006) agregó un procedimiento que le permitió optimizar, en función de la latitud, los patrones de iluminación en las superficies de setos opacos (i.e., no porosos) en función de su altura y ancho e inclinación de los laterales, orientación de la fila y espacio entre filas. Recientemente, se incluyó una subrutina que permite incorporar al análisis el efecto de la porosidad para setos no opacos (Gómez-del-Campo et al. 2009).

Una estructura de seto óptima (i.e., combinación entre altura, ancho y marco de plantación) sería aquella que logra la mejor combinación entre la interceptación de la PAR incidente y la penetración de niveles óptimos de luz para fotosíntesis, floración y fructificación (Jackson 1980). Sobre la base de la observación de los patrones de floración y fructificación, Lavee (1996) señala que el sombreado natural de canopeos densos de olivo reduce el número de inflorescencias y el rendimiento, además de aumentar la abscisión de hojas. En este sentido, Pastor Muñoz-Cobo et al. (2007) al evaluar distintas alturas en el interior del canopeo en plantaciones de alta densidad, determinaron que el número de inflorescencias y el número de aceitunas aumentaron con la PAR interceptada por el cultivo. En forma similar, Acebedo et al. (2000) observaron que el número de frutos y la acumulación de aceite fueron tres veces más elevados en las zonas altas y más expuestas del árbol que en aquellas sombreadas. Sin embargo, ninguno de estos trabajos estableció relaciones funcionales entre la proporción de PAR incidente y la densidad de floración y/o de frutos, relaciones que permitirían predecir cuales serían las zonas productivas del canopeo o la intensidad de poda requerida para maximizar el volumen de copa productiva.

Recientemente en olivo, Connor et al. (2009; 2012) determinaron la respuesta de los componentes del rendimiento (densidad de frutos por unidad de superficie del seto, tamaño del fruto y contenido de aceite) y la PAR interceptada sobre setos angostos y de baja altura cultivados en alta densidad. Estos autores encontraron una relación lineal

entre la densidad de frutos ($\# \text{ m}^{-2}$) y la PAR hasta un umbral del 37% de PAR incidente diaria sobre el plano horizontal de la plantación. El peso seco del fruto y el contenido de aceite (%) también exhibieron una respuesta tipo umbral aunque el valor de éste fue mayor (60% de PAR incidente) que el valor umbral de la densidad de frutos. A la luz de esta reciente información, y considerando que el número de frutos es el componente que frecuentemente mejor explica el rendimiento (Trentacoste et al. 2010; Connor et al. 2012), se lograría un importante avance en el conocimiento determinando las funciones de respuesta a la PAR de los determinantes del rendimiento (e.g. yemas axilares, inflorescencias y % de cuaje).

1.1.4 Respuestas de los componentes del rendimiento a la PAR a través de experimentos manipulativos

Además de las relaciones asociativas entre la intensidad de radiación y la densidad de floración y fructificación, la manipulación directa de este factor es necesaria para determinar la relación causa-efecto entre las variables señaladas. La mayor parte de los estudios que analizaron el efecto de la manipulación directa de la luz sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo en árboles frutales sólo analizaron un nivel de sombreado muy intenso (transmitancia PAR de las sombras cercana al 10%) y pocos trabajos estudiaron un amplio rango de intensidades de luz. En manzano Jackson y Palmer (1977b), utilizando 4 niveles de sombreado (transmitancia PAR de las sombras: 100%, 37%, 25% y 10%), observaron que el número y peso de frutos y el rendimiento disminuyeron linealmente a medida que la proporción de PAR incidente disminuía por debajo de un valor umbral cercano a 40%, mientras que el valor umbral para el porcentaje de cuaje fue de 30% de PAR. En avellano, en cambio, se observó que tanto el peso como el número de frutos disminuyeron en forma lineal al disminuir la radiación en todo el rango de intensidades de PAR analizados (transmitancia PAR de las sombras 70%, 53%, 37%, 27% y 8%; Hampson et al. 1996), sin observarse una respuesta de tipo umbral. También para vid se observó una disminución lineal del rendimiento con la disminución de la PAR en todo el rango de intensidades utilizadas

(Ferree et al. 2001) cuando, al igual que en los trabajos anteriores, se sombreó luego de floración.

En el olivo la respuesta de la floración, de la fructificación y del crecimiento vegetativo a la cantidad de PAR ha sido menos estudiada y sólo un trabajo evalúa más de dos niveles de luz. Tombesi y Standardi (1977) observaron que el cuaje, la relación pulpa/carozo, el peso fresco de frutos y el contenido de aceite disminuyeron en forma lineal con la fracción de PAR incidente (control sin sombra, 20% y 3%) pero la longitud de rama no fue afectada aún cuando los tratamientos se aplicaron durante 10 meses. La información así obtenida, usando periodos de sombreo largos, impide identificar ventanas críticas y umbrales de respuesta para todos los procesos implicados en la generación de los componentes del rendimiento. Esta información es muy requerida para la optimización del manejo del canopeo.

La sensibilidad al sombreo de las diferentes etapas de la secuencia reproductiva y su consecuencia sobre la determinación del rendimiento en especies anuales ha sido ampliamente estudiada (e.g., Cantagallo et al. 2004, Arisnabarreta y Miralles 2008). En girasol, por ejemplo, el número de frutos es el factor que mejor explica el rendimiento y la ventana crítica al sombreo es aquella en la cual se diferencian los primordios florales y cuajan los frutos (Cantagallo et al. 2004). En árboles frutales, a diferencia de los cultivos anuales, la generación de los componentes del rendimiento involucra dos estaciones de crecimiento consecutivas. En la primera estación de crecimiento tiene lugar la formación de yemas axilares y su inducción floral, mientras que en la segunda estación, tras el reposo invernal, ocurre el desarrollo de flores, la floración, el crecimiento de frutos y su maduración (Fig. 1.2). Por esta razón, en los cultivos de ciclo bienal, hay determinantes y componentes del rendimiento que se generan con cierto grado de superposición entre dos estaciones de crecimiento consecutivas. En el olivo todavía no resulta fácil discernir cuál/es componente/s y en qué momento de su generación (periodo crítico) explica/n mejor el rendimiento final obtenido. En relación a ello, para vid se estableció que existe un periodo crítico para la determinación del número de frutos y, en consecuencia, del rendimiento, entre 5 a 10 días después de floración durante el cual disminuciones en la PAR resultan en disminuciones del rendimiento, debido a su efecto negativo sobre el cuaje (Ferree et al. 2001). En cambio, en manzano, el periodo crítico ocurre entre las 3 y 5 semanas después de la floración (Corelli-Grappadelli et al. 1994).

La densidad de flores (flores L^{-1} de copa) en el olivo se define en la temporada anterior a la de la floración, durante la fase de inducción floral (Rallo y Cuevas 2008). Durante esa fase, el crecimiento simultáneo de los frutos y ramas vegetativas (Fig. 1.2) puede generar situaciones de fuerte competencia por asimilados, que puede ser exacerbada por el sombreado. Durante el proceso de inducción floral, las yemas axilares que podrían transformarse en florales, no constituyen un destino fuerte de fotoasimilados comparado a los frutos y brotes en crecimiento. En ese sentido es posible que el sombreado durante este periodo de fuerte competencia, active una vía de regulación sobre el control de la floración mediado por el nivel de carbohidratos (Rolland et al. 2002). En consecuencia, el número de inflorescencias puede ser menor en la siguiente temporada. En relación a ello, distintos experimentos realizados en olivo, que variaron la relación fuente-destino (sombreado artificial, raleo de frutos y anillado), señalaron que la etapa desde endurecimiento del endocarpo (carozo) hasta la maduración del fruto sería crítica para la determinación de la inducción floral, y que ello explicaría la menor floración en la temporada siguiente. Parece que la misma fase fenológica también resulta crítica para la determinación del peso seco de fruto y el porcentaje de aceite (temporada presente) (Tombesi y Standardi 1977; Tombesi y Cartechini 1986; Proietti et al. 1994; Tombesi et al. 1999). Por ello, este periodo podría ser una ventana potencialmente crítica para la determinación del rendimiento en dos campañas consecutivas, por dos vías diferentes. Bajo condiciones limitantes de PAR esos efectos podrían potenciarse.

En el cultivo de olivo, al igual que en otros oleaginosos, interesa maximizar el rendimiento en aceite. Proietti et al. (1994) utilizando un sólo nivel de sombreado (12% de PAR transmitida) y periodos consecutivos de 1 a 4 meses de duración, determinaron que según el periodo de sombreado era afectado un componente diferente del fruto. Así en las primeras fases del crecimiento del fruto, el sombreado redujo el crecimiento del endocarpo. Por contraste, durante el periodo de máxima acumulación de aceite, el sombreado redujo marcadamente el contenido de aceite (entre 3 y 6 veces menos que el control). Asimismo, Tombesi et al. (1999) utilizando un solo nivel de sombreado (10% de PAR transmitida) sobre un período de 6 meses concluyeron que el crecimiento del fruto y la síntesis de aceite necesita una alta irradiancia especialmente durante la fase de llenado del fruto. Hasta aquí, la información generada impide conocer la función de respuesta a la PAR de la concentración de aceite en el fruto. Recientemente Connor et

al. (2009) determinaron que el contenido de aceite como el peso del fruto se maximizaron con un 60% de PAR incidente. Corroborar este umbral superior en la respuesta a la PAR aplicando distintos niveles de sombreado artificial permitiría fortalecer el estado actual del conocimiento.

Si bien es evidente en olivo el efecto negativo del sombreado sobre el peso y el contenido de aceite de los frutos, hasta el momento nunca fue evaluado la eventual capacidad de recuperación de los frutos luego de un sombreado temporal. Este aspecto tiene una aplicación directa en las estrategias de manejo del canopeo. La poda en verde, realizada al inicio de la fase III del crecimiento del fruto, se considera una de las alternativas más efectiva para mantener restringido el vigor del canopeo (Sozzi 2007). Sin embargo, es esperable que la capacidad de recuperación del fruto varíe según el momento de ocurrencia del sombreado. Por ejemplo en duraznero se determinó que la capacidad de recuperación del fruto fue alta cuando el período limitado por fuente se ubicó durante la fase de división celular del fruto, y disminuyó cuando la misma ocurrió más tardíamente (Grossman y DeJong 1995a). El estrés por altas temperaturas también puede afectar la productividad. En girasol se estableció que un evento de estrés térmico ocurrido al inicio de la fase principal de síntesis de aceite permitió la recuperación de los granos (Rondanini et al. 2003). Es posible proponer para olivo, de acuerdo a los antecedentes existentes en otras especies, que la capacidad de recuperación post sombreado de los frutos será mayor en fases tempranas del crecimiento del fruto.

1.1.5 Alcances del estudio

Desde el punto de vista de la ecofisiología de frutales arbóreos, los estudios de las relaciones entre el ambiente lumínico y el rendimiento han sido abordados mayormente sobre especies caducifolias (e.g., manzano, duraznero). En cambio, los frutales siempreverdes (e.g., cítricos, olivo) han sido escasamente estudiados. La presencia de un dosel de hojas fotosintetizantes permanentes define adaptaciones al ambiente y estrategias de supervivencia diferentes a las especies de hojas caducas (Sozzi 2007). Por lo tanto, las respuestas entre la floración, fructificación y crecimiento vegetativo de especies siempreverdes, y la cantidad de PAR, deben analizarse en el

contexto de su naturaleza perennifolia. Por ello, estudiar estas respuestas en el olivo representaría un aspecto clave para avanzar en el conocimiento de la ecofisiología de frutales perennifolios. En este sentido, la estructura de los grandes setos típicos del Noroeste Argentino, brinda una oportunidad para estudiar los determinantes y componentes del rendimiento dentro de un amplio rango de niveles de irradiancia y condiciones de poda.

La importancia de obtener funciones matemáticas simples para describir la generación de los componentes y determinantes del rendimiento en función de la PAR, reside en su utilidad para mejorar el modelado de la estructura óptima del canopeo en el olivo. Con este conocimiento será posible establecer la frecuencia e intensidad de la poda sobre una base fisiológica apropiada para el cultivo. A la luz de las incertidumbres y lagunas en el conocimiento expuestas arriba, esta tesis se concentró en el estudio del ambiente lumínico y su relación con la generación del rendimiento en aceite, con particular énfasis en los potenciales periodos críticos para la definición del número de frutos y de la síntesis de aceite. En la siguiente sección se describen someramente los objetivos, hipótesis y aproximaciones experimentales utilizadas.

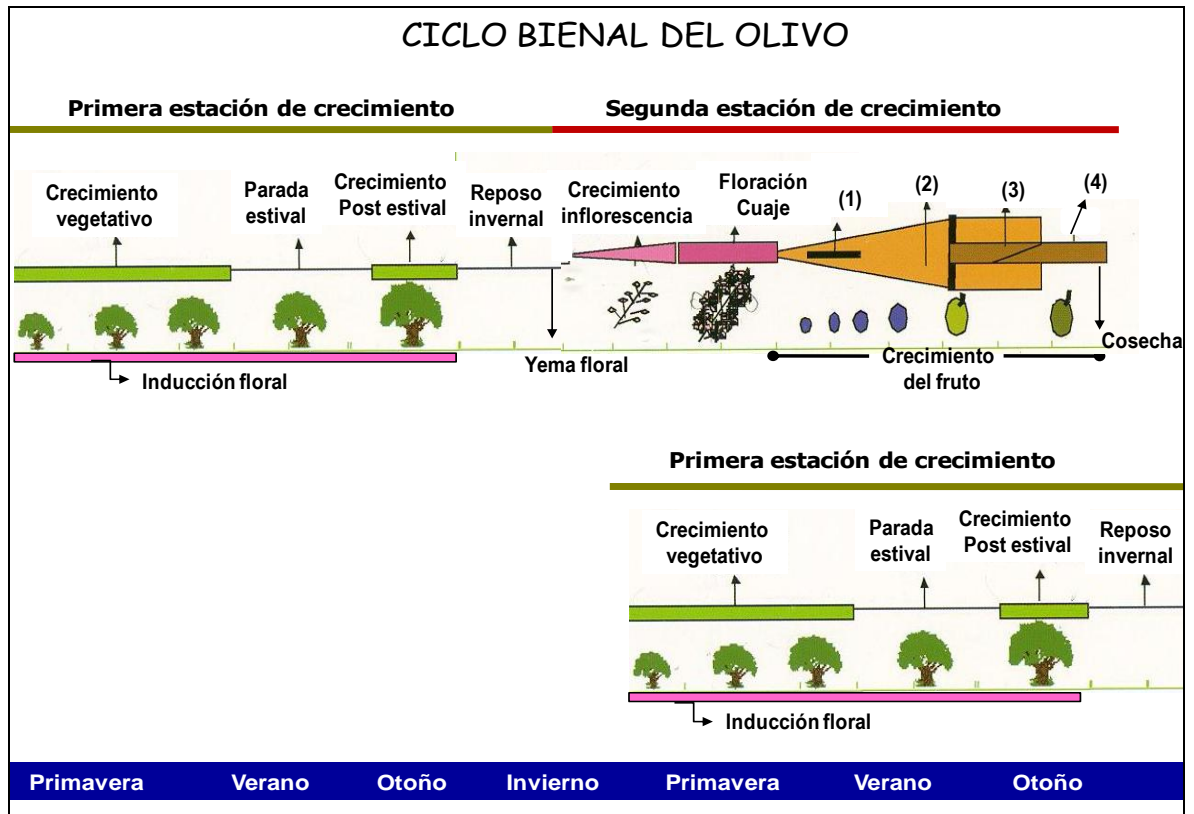


Fig. 1.2: Ciclo bienal del cultivo del olivo. En este esquema se resumen los procesos vegetativos (formación de yemas axilares y crecimiento de brotes) y reproductivos (formación de yema floral e inflorescencias, floración, cuaje, crecimiento del fruto y cosecha) que ocurren durante dos estaciones de crecimiento consecutivas. (1) endurecimiento del endocarpo (carozo), (2) crecimiento del mesocarpo (pulpa), (3) envero (cambio de color del fruto), (4) maduración. Nótese la ocurrencia en paralelo de los procesos vegetativos y reproductivos (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres 2005; Pastor Muñoz-Cobos 2005; Rallo y Cuevas 2008).

1.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Esta tesis se centró en establecer las relaciones de los determinantes (densidad de yemas axilares, densidad de inflorescencias, proporción de frutos/inflorescencia) y componentes (densidad de frutos, peso del fruto y concentración de aceite) del rendimiento con la irradiancia PAR utilizando dos aproximaciones. Como primera aproximación al problema, se caracterizó el ambiente lumínico en diferentes posiciones en un seto de olivo durante dos estaciones consecutivas de crecimiento, y se determinó

su relación funcional con los determinantes y componentes del rendimiento en aceite en las mismas posiciones del seto. Sobre la base de las relaciones obtenidas entre las variables de respuesta y la irradiancia medida en determinadas fases fenológicas, fue posible establecer períodos críticos para la generación del rendimiento. Asimismo, se evaluó si la poda aplicada al inicio de la primera estación de crecimiento alteró las funciones de respuestas a la PAR. Como segunda aproximación al problema, se manipuló (mediante telas de sombreado de diferente transmisividad) la PAR incidente sobre la cara N de árboles semi-aislados y se determinó las funciones de respuesta de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite de una porción restringida de la copa ubicada en la periferia (a 0.25 m del límite externo de la copa) de la misma. La utilización conjunta de ambas aproximaciones supone un importante avance pues permitió superar potenciales limitaciones asociadas con la primera aproximación experimental, ya que hay otros factores (e.g., la relación rojo/rojo lejano [R/RL] [Kasperbauer y Kaul 1996]), además de la PAR, que se modifican con la distancia a la periferia del seto.

La segunda aproximación permitió reducir los efectos de las potenciales co-variables de la PAR sobre las funciones de respuesta a este último factor, exhibidas por los determinantes y componentes del rendimiento en aceite. Esta aproximación tuvo dos variantes experimentales que permitieron definir mejor los posibles periodos críticos para la generación del rendimiento en aceite. La primera variante consistió en tres periodos de sombreado de un mes de duración cada uno, aplicados durante el cuaje, el endurecimiento del endocarpo e inicio de la fase de activa expansión celular del mesocarpo y síntesis de aceite. Ello permitió por una lado, discernir más claramente los periodos críticos para la definición del número de frutos y del tamaño potencial del fruto, y por el otro lado, permitió evaluar una eventual capacidad de recuperación post sombreado de los frutos. En contraste, la segunda variante tuvo por finalidad establecer si el periodo de llenado de fruto es un posible periodo crítico para el rendimiento en aceite. Para ello, se evitó cuidadosamente incluir la fase de cuaje, a fin de evitar posibles efectos compensatorios entre número y tamaño de frutos. Esta variante consistió en un periodo de sombreado de cuatro meses de duración, que abarcó la fase de activa expansión celular del mesocarpo y síntesis de aceite hasta la cosecha. Ello permitió evaluar el efecto del sombreado sobre el rendimiento en aceite en función de sus componentes, cuya

respuesta a la PAR no estuvo influenciada por posibles efectos compensatorios, tal como se indicó previamente en este párrafo.

Usando la primera aproximación descrita en esta sección, el primer y segundo objetivo de esta tesis fueron (i) *determinar las funciones de respuesta a la PAR de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite*, y (ii) *analizar si tales relaciones funcionales cambian por efecto de la poda*. Las hipótesis asociadas a estos objetivos fueron **(i) existen funciones de respuesta a la PAR propias de cada determinante y componente del rendimiento en aceite en las posiciones del seto no disturbadas por la poda, y (ii) la poda altera las funciones de respuesta propias de la porción no podada debido a que promueve un exuberante crecimiento vegetativo en detrimento del crecimiento reproductivo**. Para el logro del primer y segundo objetivo, se eligieron árboles conducidos en seto con orientación N-S que tenían un lado no podado (i.e., con orientación Oeste), un lado podado (i.e., con orientación Este) y el tope podado, ambos de forma mecánica. En cada una de las dos temporadas de crecimiento, la PAR y las variables respuestas se midieron en 60 posiciones marcadas en el canopeo y en 4 momentos durante la estación de crecimiento de acuerdo con la fenología del árbol.

Usando la segunda aproximación descrita en párrafos anteriores, el tercer objetivo fue (iii) *contrastar las funciones de respuesta propias de cada determinante y componente del rendimiento en aceite a la PAR, derivadas de diferentes posiciones en el seto con las determinadas en una posición dada del exterior de la copa bajo distintos niveles de transmitancia PAR*. Para el logro de este objetivo se eligieron árboles semi-aislados, a los cuales sobre la cara N de los mismos se les aplicaron 4 niveles de sombreado artificial (correspondiente a 3, 20, 40, 70% de PAR incidente). Las variables respuestas fueron medidas en una determinada posición ubicada en el exterior de la copa (a 0.25 m del límite externo de la copa). Esta aproximación tuvo dos variantes experimentales, cuya diferencia entre ambas radicó en el momento de aplicación y en la duración de los periodos de sombreado.

Utilizando la segunda aproximación, el cuarto objetivo seguido en esta tesis fue (iv) *corroborar si la fase fenológica de inducción floral es un posible periodo crítico para el rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes de PAR*. La hipótesis asociada a este objetivo estableció que **(iii) una disminución de la PAR durante la fase de**

inducción floral, disminuye el número de yemas axilares que diferenciarán una yema floral en la siguiente temporada.

Utilizando la primera variante de la segunda aproximación, el quinto objetivo seguido en esta tesis fue *(v) establecer posibles periodos críticos para el rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes de PAR durante las fases fenológicas de cuaje y crecimiento temprano del fruto*. Las hipótesis asociadas con este objetivo fueron: **(iv) la fase de cuaje sería uno de los periodos más críticos para la definición del rendimiento en aceite pues el sombreado aumentará la abscisión de frutos; (v) la fase de activa división celular del fruto (alrededor del cuaje) sería otro periodo crítico pues el sombreado durante esta fase afectará negativamente al tamaño potencial del fruto**. Para corroborar esta hipótesis, se aplicaron los 4 tratamientos de sombreado artificial por periodos sucesivos de un mes de duración, abarcando las fases fenológicas de cuaje y crecimiento inicial del fruto (entre plena floración hasta los 90 días después de plena floración).

Utilizando la segunda variante de la segunda aproximación experimental, el sexto objetivo planteado en esta tesis fue *(vi) establecer un posible periodo crítico para el rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes de PAR durante el llenado del fruto, en función de la respuesta de sus componentes*. La hipótesis aquí planteada fue que **(vi) la fase de acumulación de aceite (i.e., llenado de fruto) será otro de los periodos críticos para el rendimiento en aceite pues el sombreado disminuirá el peso seco de los frutos y la concentración de aceite, sin afectar el número de frutos**. Para poner a prueba esta hipótesis se aplicaron los 4 tratamientos de sombreado artificial por un periodo de 4 meses consecutivos (desde los 90 días hasta los 210 días después de plena floración).

Utilizando la segunda aproximación experimental (en sus dos variantes), el séptimo objetivo de la presente tesis consistió en *(vii) estudiar los cambios en la habilidad competitiva entre destinos vegetativos y reproductivos bajo condiciones limitantes de PAR*. Aquí la hipótesis planteada fue que **(vii) el crecimiento del fruto tiene prioridad en la partición de asimilados y que su crecimiento es menos afectado por una reducción de PAR que el crecimiento de las ramas**. Para corroborar esta hipótesis se evaluaron las respuestas de las tasas de crecimiento relativa (RGR) de ambos destinos en función de la cantidad de PAR, normalizadas con respecto

a los valores del tratamiento control (% del valor del control). Las RGR normalizadas de ambos destinos se graficaron en función de la PAR. Analizando este gráfico, se determinó que un destino evidenció mayor habilidad competitiva cuando su RGR normalizada se mantuvo saturada o se redujo en una proporción de menor magnitud con respecto al destino menos dominante.

Por último, el octavo objetivo perseguido en esta tesis, utilizando la primera variante de la segunda aproximación experimental fue *(viii) determinar la capacidad de recuperación de los frutos después de retirado los tratamientos de sombreo*, un aspecto todavía no conocido en este cultivo. La hipótesis puesta a prueba fue que **(viii) la capacidad de recuperación del fruto varía según el momento de ocurrencia del sombreo, evidenciando una mayor capacidad de recuperación si el periodo post sombreo inicia antes de finalizar la fase de activa división celular del fruto**. El razonamiento seguido para corroborar esta hipótesis fue que el peso seco del fruto debía ser similar entre tratamientos durante el post sombreo, lo cual estaría indicando que el efecto del sombreo fue compensado. En tal sentido, la RGR de los frutos severamente sombreados debería ser mayor o similar a la RGR de los frutos que recibieron una mayor irradiancia para lograr compensar el efecto del sombreo. El análisis se realizó sobre un gráfico donde se correlacionaron el peso seco del fruto obtenido a cosecha junto con el peso seco del fruto determinado durante los tratamientos de sombreo y después de retirado los tratamientos.

1.3 ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis se centró en el estudio del ambiente lumínico y su relación con la generación del rendimiento en aceite, con particular énfasis en los potenciales periodos críticos para la definición del número de frutos y de la síntesis de aceite. El abordaje de esta temática fue estructurada en cinco (5) capítulos en esta tesis.

En el Capítulo 1 se presentó el problema objeto de estudio, exponiendo los antecedentes existentes y los interrogantes planteados. Asimismo, se expusieron los objetivos perseguidos en este estudio y las hipótesis asociadas a los mismos.

En el Capítulo 2 se evaluó el tipo de relación funcional entre los determinantes y componentes del rendimiento en aceite, y el ambiente lumínico, derivadas de la primera aproximación experimental detallada en la sección anterior. En este estudio se evaluó el efecto de la poda sobre las funciones de respuestas a la PAR y se intentó establecer posibles periodos críticos para el rendimiento en aceite, utilizando valores de PAR interceptada en los meses juzgados como más apropiados para cada variable respuesta en función de la fenología del árbol.

En el Capítulo 3 se evaluó el efecto del sombreo en etapas tempranas del crecimiento del fruto sobre los determinantes y componentes del rendimiento en aceite, y el crecimiento de ramas no fructíferas, utilizando la primera variante de la segunda aproximación experimental. En este estudio se logró una mejor definición de los potenciales periodos críticos para el número de frutos y el tamaño potencial del fruto, en comparación con la obtenida a través de la aproximación utilizada en el Capítulo 2. Asimismo, fue posible evaluar la recuperación post sombreo de los frutos y establecer en qué momento fue mayor su capacidad de recuperación.

En el Capítulo 4 se evaluó el efecto del sombreo durante el periodo de activa acumulación de aceite sobre los componentes del rendimiento en aceite y el crecimiento vegetativo utilizando la segunda variante de la segunda aproximación experimental. En este mismo capítulo se presentan las respuestas de los componentes del rendimiento en aceite y del crecimiento de ramas no fructíferas y tronco en función de los niveles de sombreo. Asimismo, se evaluó el efecto de la PAR sobre las dinámicas de acumulación del peso por fruto, de la concentración de aceite y de la elongación de ramas no fructíferas para un mejor entendimiento del mecanismo subyacente en las variaciones de su valor final.

En los Capítulos 3 y 4 también se evaluó la habilidad competitiva relativa del crecimiento de frutos y del crecimiento vegetativo bajo los distintos tratamientos de sombreo.

En el último capítulo de la tesis (Capítulo 5) se realizó una síntesis y discusión general sobre los resultados más relevantes, lo cual permitió validar/rechazar las hipótesis planteadas. Asimismo en este mismo capítulo, se contrastaron las funciones de respuesta propias de cada determinante y componente del rendimiento en aceite a la PAR, derivadas de diferentes posiciones en el seto (primera aproximación experimental)

con las determinadas en una posición dada del exterior de la copa bajo distintos niveles de sombreado artificial (segunda aproximación experimental). Por último, se indicaron posibles líneas futuras de investigación derivadas de los resultados obtenidos en las investigaciones realizadas en el marco de esta tesis.

Capítulo 2

Caracterización del ambiente lumínico en un canopeo continuo. Su influencia sobre los determinantes y componentes del rendimiento en aceite^(*)

(*) El contenido de este capítulo fue publicado en Cherbiy-Hoffmann, S.U., Searles, P.S., Hall, A. J., Rousseaux, M.C., 2012. Influence of light environment on yield determinants and components in large olive hedgerows following mechanical pruning in the subtropics of the Southern Hemisphere. Scientia Horticulturae 137, 36-42.

2.1 INTRODUCCIÓN

En los árboles frutales es deseable maximizar la intercepción de la radiación solar junto con una adecuada distribución de la luz dentro del canopeo (Jackson 1980; Rom, 1991; Lauri et al. 2009). Con ello se busca maximizar la eficiencia en el uso de la radiación para fotosíntesis, formación de yemas florales, crecimiento y calidad del fruto. En este sentido, el rendimiento en aceite y la calidad dependen del ambiente lumínico en el cual los frutos se desarrollan. Por ejemplo, utilizando redes mediasombras de transmitancia conocida, se encontró que la densidad de flores (flores # por unidad de volumen de canopeo) incrementó linealmente junto con la radiación fotosintéticamente activa (PAR) hasta alcanzar un umbral próximo al 40% de PAR incidente en manzano (Jackson y Palmer 1977a) y del 23% en duraznero (Marini y Corelli-Grappadelli 2006; Mirás-Avalos et al. 2011). Del mismo modo, el peso seco del fruto en manzano aumentó linealmente hasta un umbral del 40% de PAR incidente. Los frutos de mejor calidad (i.e., color del fruto) se lograron con un mayor valor de irradiancia en el manzano (60% de PAR incidente) y en el duraznero (30% de PAR incidente) (Jackson y Palmer 1997b; Marini y Corelli-Grappadelli 2006). Varios estudios realizados en ambas especies demostraron que el ambiente lumínico próximo a los sitios de fructificación es la variable más fuertemente asociada con las variaciones intra-canopeo tanto de la calidad del fruto como del rendimiento (e.g., Corelli-Grappadelli et al. 1994; Wunsche et al. 1996; Wunsche y Lakso 2000b; Willaume et al. 2004).

En el olivo como en otras especies frutales, el rendimiento se relaciona con la cantidad de PAR interceptada por unidad de superficie (Villalobos et al. 2006). En experimentos donde se compararon árboles sombreados (< 15% de PAR incidente) versus árboles no sombreados, el número de inflorescencias, el cuaje, el tamaño del fruto y el contenido de aceite (%) disminuyeron drásticamente con el sombreado artificial (e.g., Tombesi y Standardi 1977; Tombesi y Cartechini 1986; Proietti et al. 1994; Tombesi et al. 1999). Estos resultados sugieren que el rendimiento en aceite en setos de gran porte (i.e., alto vigor) podría reducirse progresivamente a medida que aumenta el volumen de su canopeo y junto con ello el sombreado en su interior.

Para modelar el diseño óptimo del canopeo en el olivo (var. 'Arbequina'), Connor et al. (2009) analizaron las relaciones entre los componentes del rendimiento en

aceite y la PAR, para setos angostos y altamente porosos. Estos autores, al relacionar los datos de los frutos cosechados por estratos verticales con los valores de PAR interceptada diaria estimada para cada estrato, encontraron que la densidad de frutos ($\# \text{ m}^{-2}$) aumentó linealmente junto con la PAR hasta un umbral del $15 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (37% de PAR incidente horizontalmente sobre la plantación). El peso seco del fruto y el contenido de aceite (%) también exhibieron una respuesta tipo umbral aunque el valor fue mayor ($25 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ o 60% de PAR incidente). Connor et al. (2012) determinaron similares respuestas salvo que la densidad de frutos de los estratos superiores del canopeo no mostró una clara asociación con los niveles de irradiancia $> 37\%$ de PAR incidente.

El número de frutos es un componente del rendimiento complejo que se define en dos estaciones de crecimiento. En la primera estación se forman las yemas axilares y ocurre su inducción floral (i.e., sitios potenciales de fructificación) mientras que en la segunda estación, acontece la floración y el cuaje (Connor y Fereres 2005). En este sentido, es probable que la aproximación usada por Connor et al. (2009; 2012) para estimar la PAR diaria interceptada no haya sido adecuada para incluir la posible variación estacional del ambiente lumínico en las distintas fenofases. Estos autores estimaron la PAR interceptada durante la estación (i.e., floración a cosecha) utilizando valores de PAR interceptada en Octubre (Marzo, HS) porque consideraron ese mes como más apropiado para el crecimiento del fruto y la acumulación de aceite. Funciones más claras y robustas podrían emerger si se caracteriza el ambiente lumínico del canopeo asociada a distintas fases fenológicas del cultivo. Ello permitiría discernir más claramente la relación funcional de los componentes del rendimiento en aceite y la cantidad de PAR.

Considerando que el rendimiento en aceite es frecuentemente mejor explicado por el número de frutos más que por el peso seco del fruto o el contenido de aceite (%) (Connor et al. 2012), resulta sorprendente la escasa información disponible concerniente a las relaciones entre el número de yemas axilares, densidad de inflorescencias, y el cuaje con la PAR. Además, sabiendo que la práctica de la poda influye sobre la cantidad de PAR distribuida dentro del canopeo, no se conoce si las respuestas de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite a la PAR, son alterados por la poda. Los objetivos de este estudio, conducido sobre árboles que forman parte de un seto de gran porte (típico del Noroeste Argentino) fueron: (i) determinar las funciones

de respuesta a la PAR de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite, y (ii) analizar si tales relaciones funcionales cambian por efecto de la poda.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Sitio experimental y arquitectura del seto

Este estudio fue conducido durante dos estaciones de crecimiento, desde el 1 de Septiembre de 2005 hasta el 15 de Abril de 2007, en un finca comercial de olivo (*Olea europaea* L. cv. 'Arbequina') con árboles de 8 años de edad. La finca se encontraba localizada en el departamento Miraflores de la provincia de Catamarca, Argentina (28°37'S, 65°54'O; 550 m sobre el nivel del mar) dentro de la región fitogeográfica del Chaco Árido (Ayerza y Sibbett, 2001). La precipitación media anual es de 423 mm, la temperatura media anual es de 20.6 ° C y la evapotranspiración potencial de referencia es de 1700 mm año⁻¹ (<http://smn.gov.ar>). El marco de plantación fue de 5 m x 7 m con filas orientadas norte-sur (15% de desviación hacia el Este). El riego suplementado fue de 950 mm año⁻¹ (coeficiente de cultivo = 0.7; coeficiente de reducción = 0.9) y fue aportado a través de 4 goteros por árbol de 4 l h⁻¹.

Siguiendo las prácticas de manejo de la región, donde un lado del seto y el tope se podan cada año o cada dos años, en este estudio se podaron mecánicamente el lado orientado al Este y el tope del seto al final del periodo invernal (Agosto 2005) utilizando un podador rotativo con 4 cuchillas que estuvo montado sobre un tractor. El lado E fue podado con un ángulo de inclinación de 10° con respecto a la vertical y el tope del seto fue podado horizontalmente a una altura de 3.5 m; el lado O no fue podado (Fig. 2.1). Dada la orientación N-S de la fila de árboles, se asumió que los principales efectos de la poda serían similares si cualquiera de los lados del seto (E y O) hubiera sido podado. Durante el estudio no se efectuó ninguna práctica de poda.

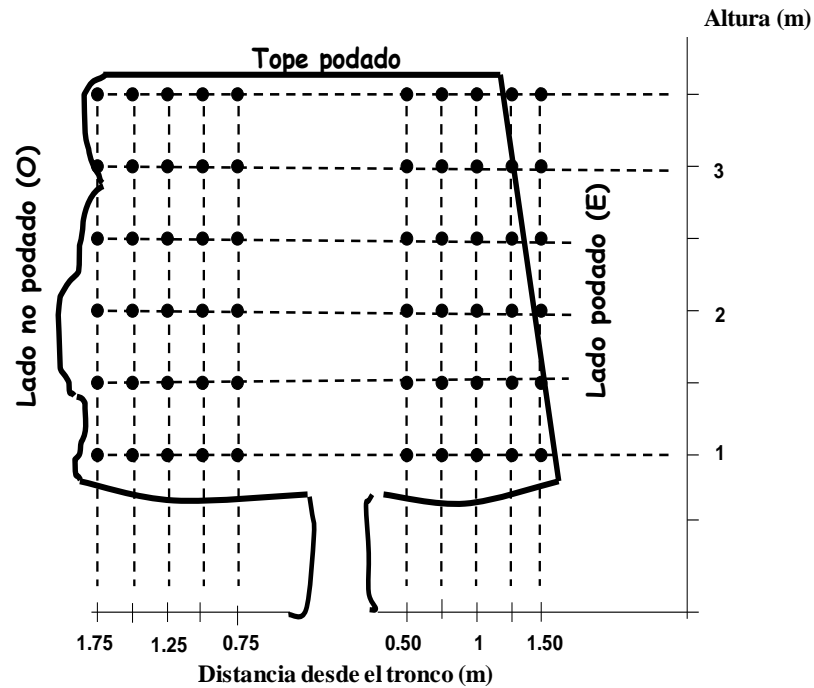


Fig. 2.1. Metodología utilizada para determinar la distribución de la PAR y las variables estudiadas sobre 60 posiciones ubicadas dentro del seto. El eje horizontal indica las posiciones marcadas al nivel del suelo (en metros) siguiendo la dirección perpendicular a la fila de árboles. El eje vertical indica cómo se proyectaron en altura las posiciones marcadas al nivel suelo en altura (en metros)

Tres árboles individuales fueron seleccionados para determinar la variación en el tamaño del canopy, la distribución de la PAR, la altura y el diámetro del tronco. Cada árbol estuvo localizado aproximadamente en el centro de una fila de 100 m de longitud y se dejó por lo menos una fila de separación con el siguiente árbol seleccionado. Las mediciones del tamaño del canopy fueron conducidos cuatro veces durante cada estación de crecimiento (Septiembre, Diciembre, Febrero y Abril), que coincidieron respectivamente con las fases fenológicas de inducción floral, floración, crecimiento del fruto y cosecha. La altura del árbol fue determinada usando un jalón graduado centrado en el tronco de cada árbol. El ancho del canopy perpendicular a la fila fue medido a intervalos de 0.5 m hasta a una altura de 5 m usando un sistema de cuadrícula, a fin de evaluar el crecimiento del tope, lado podado y lado no podado del seto.

2.2.2 Distribución de la radiación fotosintéticamente activa en el seto

El ambiente lumínico dentro del seto fue caracterizado cuatro veces por estación, aproximadamente en las mismas fases fenológicas usadas para las mediciones del tamaño del canopeo. La caracterización consistió en determinar la PAR en 60 posiciones (30 por lado) (Fig. 2.1). Estas 30 posiciones por lado se localizaron a 5 distancias desde el tronco (0.75-1.75 m), en la dirección perpendicular a la fila espaciadas cada 0.25 m, y a 6 alturas (1.0-3.5 m) separadas cada 0.50 m (Fig. 2.1). En la estación de crecimiento 2006-2007, se agregaron algunos puntos adicionales en los lados E y O debido al crecimiento ocurrido durante la estación previa.

Desafortunadamente, no fue posible incrementar el área de medición de la PAR más allá de los 3.5 m de altura debido a dificultades logísticas. Todas las mediciones fueron realizadas usando una barra integradora de PAR de 1 x 0.01 m (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) que se ubicó horizontal y paralelamente a la fila de árboles (dirección norte-sur) en cada una de las 60 posiciones (Foto 2.1a y b). Las lecturas se tomaron 5 veces a lo largo del día a las 8, 10, 12, 14 y 16 hora solar bajo condiciones de cielo despejado. La PAR incidente se midió fuera de la influencia del cultivo, usando un sensor puntual de PAR (localizado a 6 m de altura) y un datalogger (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) que registró lecturas cada 5 minutos. La barra integradora y el sensor puntual de PAR fueron calibrados juntos y sus respuestas al coseno fueron similar en ambos casos. Para estimar la radiación diaria recibida en cada posición, se efectuó una integración trapezoidal de los cinco valores de PAR medido en cada posición del canopeo y de la radiación incidente sobre la plantación. La radiación diaria de cada posición fue expresada en $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ y también como porcentaje de radiación incidente sobre la plantación.

2.2.3 Determinantes y componentes del rendimiento en aceite

Al final de cada estación de crecimiento, se realizaron conteos no destructivos en cada una de las 60 posiciones dentro del seto utilizando un andamio para las alturas >

2m (Foto 2.1c). Se contaron las hojas como una aproximación tanto del crecimiento de las nuevas ramas en tales posiciones como del número de yemas axilares (i.e., potenciales yemas florales en la siguiente estación de crecimiento). Para ello, el recuento se realizó dentro de una estructura metálica de dimensiones y volumen conocido (1 m de longitud x 0.1 m de ancho x 0.1 m de alto; 0.01 m^3) que fue ubicada en las mismas posiciones dónde se colocó la barra integradora de PAR (Foto 2.2). Cuando más de la mitad de la superficie de una hoja se encontraba dentro del volumen de muestreo, se contabilizaba como una hoja entera. De modo similar a las mediciones de PAR, el conteo de hojas no se realizó por encima de los 3.5 m de altura del árbol, aunque se obtuvo una aproximación tras la cosecha de ramas de árboles vecinos.



Foto 2.1: En la foto se muestra la forma en la cual se midió la irradiancia PAR a nivel del canopeo sobre dos posiciones (de las 60 en total) ubicadas a una altura de (a) 1.0 m y (b) 3.5 m. En (a) se observa también el jalón graduado y la cuadrícula utilizados para marcar las 60 posiciones en el canopeo. En (c) se muestra el andamio utilizado para acceder a las posiciones ubicadas a una altura $> 2\text{m}$.



Foto 2.2: Estructura metálica de dimensiones y volumen conocido (1 m de longitud x 0.1 m de ancho x 0.1 m de alto; 0.01 m^3) utilizada para el recuento de las variables respuestas. Para realizar las mediciones la estructura fue ubicada en las mismas posiciones dónde se colocó la barra integradora de PAR.

El número de inflorescencias en cada posición fue determinada en la floración de Septiembre 2006 (segunda estación) dentro del mismo volumen de muestreo. De forma similar, el número de frutos se determinó el día previo a la cosecha (9 de Marzo de 2007). Los frutos se cosecharon con un índice de madurez de 3.5, aproximadamente dos semanas antes de la fecha estimada para la máxima acumulación de aceite. La cosecha se realizó anticipadamente para evitar coincidir con la fecha de cosecha de la finca comercial, ya que la máquina allí utilizada recolecta los frutos en continuo mientras cabalga sobre la filas de los árboles. De este modo, fue posible realizar la cosecha estratificada en los árboles elegidos. En cuanto a la fecha de máxima acumulación de aceite para la var. ‘Arbequina’, su estimación se realizó a partir de curvas de acumulación de aceite (% expresado sobre base seca) vs. estado de madurez del fruto (i.e., índice de madurez) obtenidas bajo las condiciones del Valle Central de Catamarca (INTA, E.E. Catamarca-La Rioja, comunicación personal). El peso fresco y el peso seco del fruto correspondiente a cada una de las 60 posiciones fueron determinadas en el laboratorio. El peso seco se obtuvo colocando cada muestra a 70°C hasta registrar peso constante. Cada muestra de frutos fue molida usando un mortero de porcelana, y el aceite fue extraído con hexano desde la pasta seca por seis horas utilizando un equipo Soxhlet. Durante la primera estación de crecimiento, no fueron

determinadas las variables reproductivas porque una helada severa (-7°C) dañó la mayoría de las inflorescencias antes que aconteciera la floración.

2.2.4 Análisis de datos

Se ajustaron funciones de regresión lineal o bilineal entre los valores de los determinantes o componentes del rendimiento en aceite *versus* la PAR, usando el software TBL (TBLCURVE 2D, 1994). Los datos del lado podado, del tope podado y del lado no podado del seto fueron evaluados separadamente a menos que la agrupación de todos los datos resultara apropiada. Como una primera aproximación, las 10 observaciones correspondientes a la altura de 3.5 m (tope podado) fueron evaluadas de forma separada. Para obtener la mejor relación entre las variables medidas y la irradiancia, se tuvo en cuenta aquella fecha de medición de la PAR que podría potencialmente tener mayor influencia sobre las variables estudiadas. Por ejemplo, para elegir el mejor ajuste entre el cuaje y los valores de PAR, se tuvo en cuenta el ambiente lumínico medido antes del cuaje (durante la floración; fines de Septiembre) y posterior al cuaje (mediados de Diciembre).

2.3. RESULTADOS

Durante las dos estaciones de crecimiento (2005-2006, 2006-2007), los valores promedios de la PAR fueron de $24 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el invierno y de $40 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el verano, evidenciando una pequeña desviación con respecto a los valores históricos (Fig. 2.2a). Los valores de temperatura fueron similares al registro histórico (Fig. 2.2b). En cambio, la precipitación fue baja en ambas estaciones de crecimiento (Fig. 2.2c), resultando en una precipitación anual más baja (2005-2006: 254 mm; 2006-2007: 267 mm) que el promedio histórico (423 mm).

Las dimensiones del seto incrementaron en forma sustancial durante las dos estaciones de crecimiento, especialmente sobre el lado podado y el tope, en comparación con el lado no podado (Fig. 2.3). Durante la primera estación de crecimiento, el crecimiento de las nuevas ramas fue algo mayor que 1.0 m de longitud sobre el lado E podado y el tope (i.e., chupones verticales), mientras que el crecimiento sobre el lado no podado fue apenas de 0.3 m (Fig. 2.3b). Debido a las altas tasas de crecimiento, el seto revirtió hacia una forma aproximadamente esférica al final de la primera estación de crecimiento (Fig. 2.3b). La helada ocurrida justo antes de floración de la primera temporada redujo de modo sustancial la carga de frutos pero no ocasionó un daño importante en los ápices vegetativos ni se observó caída de hojas. Probablemente esta situación determinó que ocurriera una mayor partición de asimilados hacia el crecimiento vegetativo. El crecimiento del seto fue más bajo durante la segunda estación de crecimiento, evidenciando un incremento 0.3 m sobre el lado E podado y menos que 0.1 m sobre el lado no podado (Fig. 2.3c). Las dimensiones finales del seto medidas en Abril 2007 fueron de 4.6 m (ancho) y 5.5 m (altura) en contraste con los 3 m (ancho) y 3.5 m (altura) alcanzado inmediatamente después de la poda (Septiembre 2005).

La PAR recibida dentro del seto (también expresada como % incidente sobre la plantación) fue alta (>60%) o intermedia (20-60%) sobre la mitad de las posiciones medidas justo después de la poda (Fig. 2.3a). Al final de la primera estación de crecimiento, la mayoría de las posiciones dentro del volumen original del seto recibieron $\leq 20\%$ de PAR incidente. En las porciones más externas de todo el canopy recibieron una irradiancia intermedia (Fig. 2.3b). Al final de la segunda estación de crecimiento, se determinaron valores de PAR en la categoría intermedia solamente en una estrecha franja ubicada en el lado no podado y en una posición ubicada en el lado podado (Fig. 2.3c).

La densidad de hojas ($\# L^{-1}$) medida en la primera estación de crecimiento (Abril 2006), se utilizó como una aproximación del crecimiento de las ramas jóvenes ocurrido durante la primera estación y de la formación de yemas axilares potencialmente reproductivas en la segunda estación. La densidad de hojas mostró una clara relación bilineal con la PAR medida a mediados del verano (Febrero 2006) para las posiciones del lado no podado (Fig. 2.4a; $R^2 = 0.59$). Cuando la densidad de hojas se relacionó con la irradiancia medida en el otoño (Abril 2006), la función de ajuste fue similar aunque el

coeficiente de determinación fue más bajo ($R^2 = 0.45$). El valor umbral de PAR por encima del cual la densidad de hojas no incrementó fue de $5 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (equivalente aproximadamente a un 15% de PAR incidente). En cambio, no hubo una clara evidencia de asociación entre la densidad de hojas del lado E y el tope (ambos podados) y la PAR (Fig. 2.4b y c). La densidad de hojas fue más alta sobre el lado podado y el tope del seto, alcanzando en promedio $12.5 \text{ hojas L}^{-1}$ en comparación al máximo determinado sobre el lado no podado (6.9 hojas L^{-1}). Esta diferencia en la densidad de hojas probablemente obedezca al mayor número de nuevas ramas formadas en respuesta al corte de la poda mecánica.

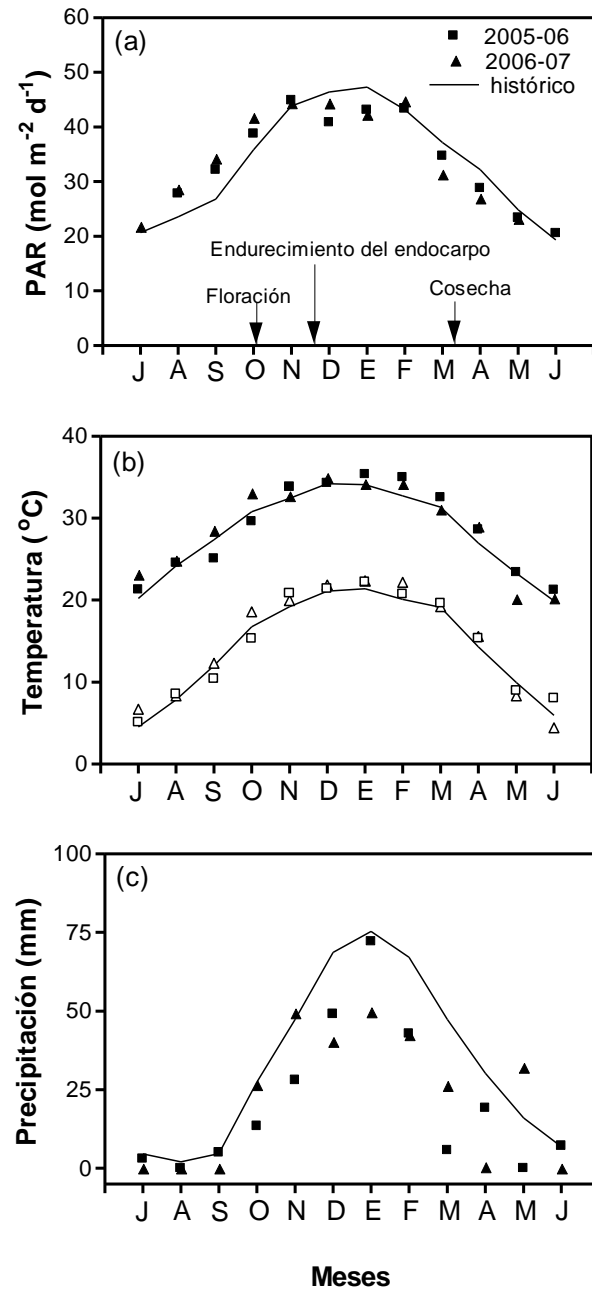


Fig. 2.2: Valores medios mensuales de (a) la radiación diaria fotosintéticamente activa (PAR), (b) temperaturas diarias máximas y mínimas, y (c) las precipitaciones totales mensuales para 2005-2006 y 2006-2007. Las líneas continuas muestran los valores históricos (1991-2007) de la estación meteorológica del Servicio Meteorológico Nacional en el aeropuerto de Catamarca (14 km desde el sitio experimental).

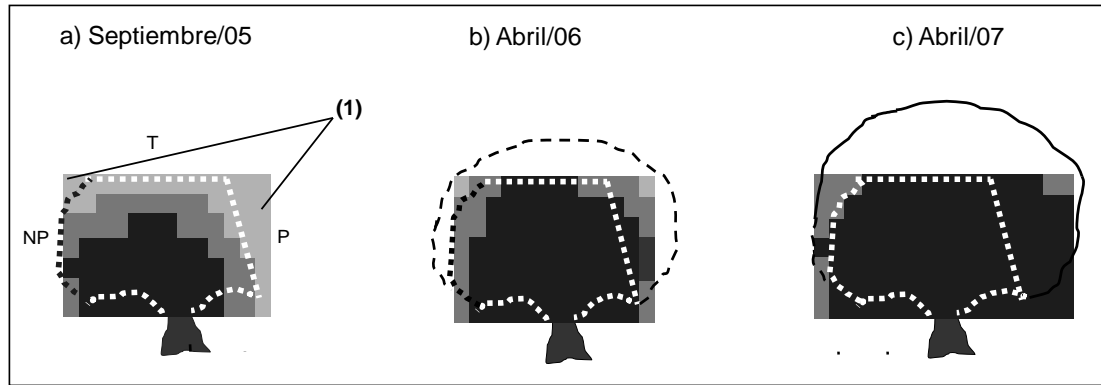


Fig. 2.3: Dimensiones del seto y el ambiente lumínico (a) al inicio de la temporada 2005-2006 (línea de puntos), (b) al final de la temporada 2005-2006 (línea discontinua) y (c) al final de la temporada 2006-2007 (línea continua). T indica el tope podado, P indica el lado podado y NP el lado sin podar (lado orientado al oeste). Categorías de los niveles de PAR recibida dentro del seto (expresado como % de la PAR diaria incidente por encima de la plantación) se muestran en sombreado: PAR > 60% (gris claro), entre el 20% y el 60% (gris oscuro), y $\leq 20\%$ (negro). El número (1) indica los límites de la zona de medición de la PAR. Los valores corresponden al promedio de 3 árboles.

Durante la primavera de la segunda estación de crecimiento (Septiembre 2006), la densidad de inflorescencias ($\# L^{-1}$) en las posiciones del lado no podado del seto incrementó hasta alcanzar un máximo de 4 inflorescencias L^{-1} con un nivel de PAR de $7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (equivalente a 18% de PAR incidente) (Fig. 2.5a). La relación bilineal fue obtenida usando los valores de PAR medidos a mediados del verano de la estación de crecimiento previa (Febrero 2006), coincidente con la fase de inducción floral. La densidad de inflorescencias mostró relaciones más débiles con la PAR recibida durante otras etapas fenológicas (ver Apéndice I). El umbral de PAR para las posiciones del canopeo dentro del lado podado (Fig. 2.5b) fue similar al valor del lado no podado, aunque el plateau de la función ajustada fue algo menor. Ello probablemente ocurrió porque el porcentaje de yemas axilares que diferenciaron inflorescencias (i.e., $\# \text{ inflorescencias } \# \text{ yemas axilares}^{-1}$) fue menor sobre el lado podado (40%) con respecto al lado no podado (70%). La densidad de inflorescencias y la PAR recibida en las posiciones del tope podado del seto no evidenciaron una clara asociación entre sí (Fig. 2.5c), y el porcentaje de yemas axilares que diferenciaron inflorescencias fue solamente del 20%.

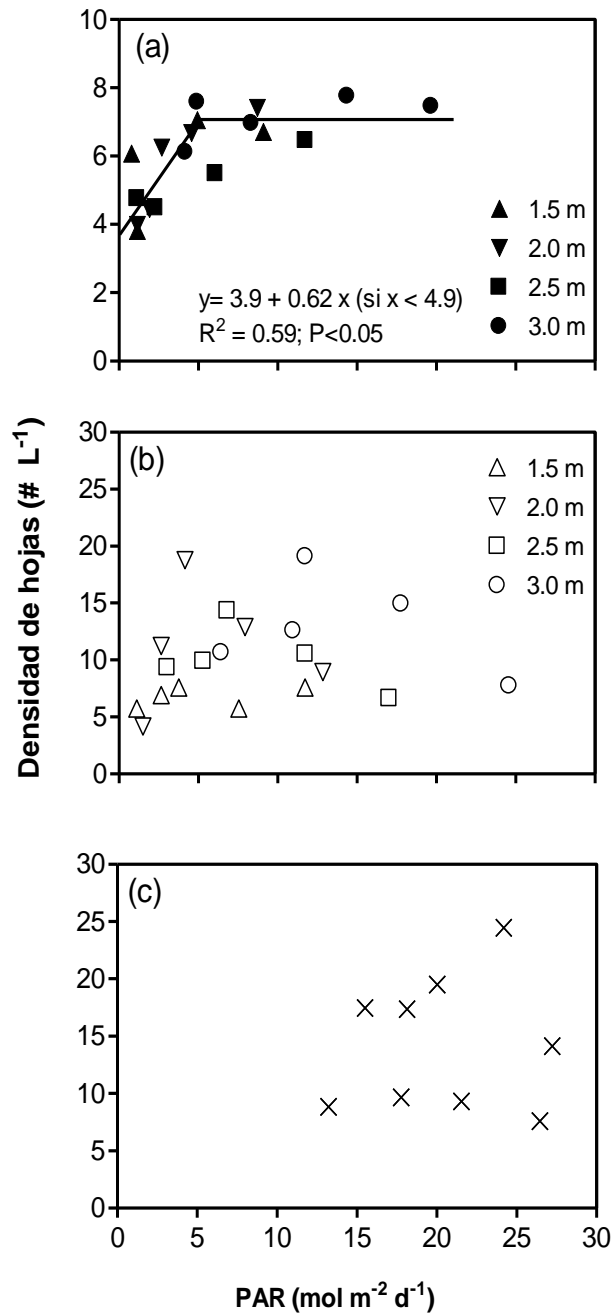


Fig. 2.4: Las relaciones entre la densidad de hojas (número de hojas por litro) próxima al final de la primera temporada (Abril 2006) y la radiación fotosintéticamente activa recibida en diferentes posiciones dentro del seto a mediados del verano (Febrero 2006; PAR) para el (a) lado no podado, (b) lado E podado, y (c) tope podado. La PAR incidente diaria recibida por encima de la plantación durante el día de la medición fue de $37.8 \text{ mol PAR m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles. Tenga en cuenta la diferencia de la escala en el eje Y entre el panel (a) y paneles (b) y (c).

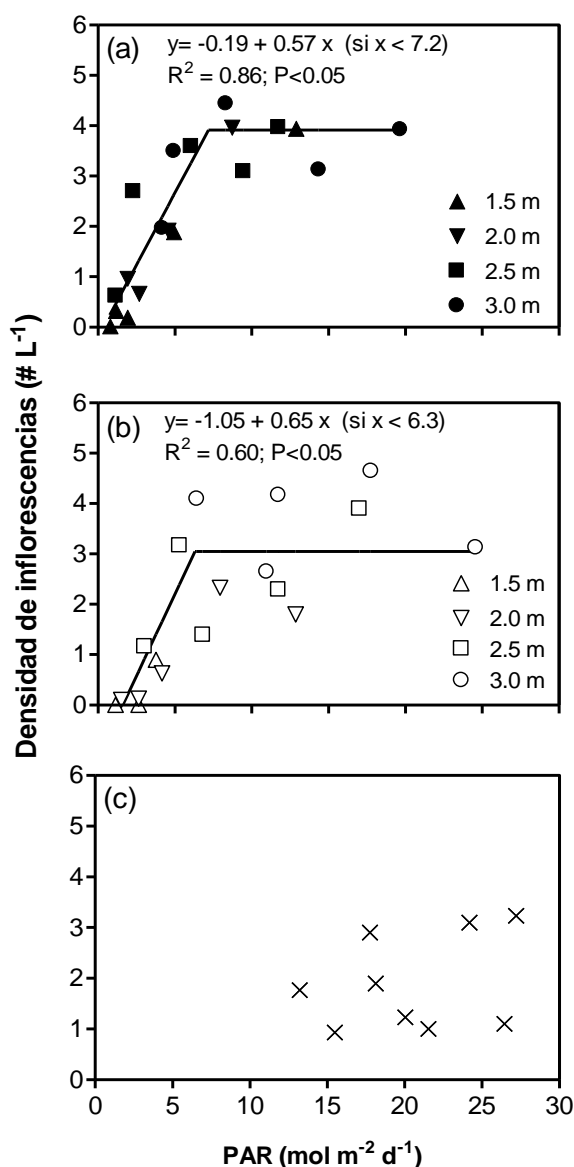


Fig. 2.5: Relaciones entre la densidad de inflorescencias (número de inflorescencias por litro) en la primavera 2006 (fines de Septiembre) y la radiación fotosintéticamente activa recibida en diferentes posiciones dentro del seto a mediados del verano (Febrero 2006; PAR) para el (a) lado no podado, (b) lado E podado, y (c) tope podado. La PAR incidente diaria recibida por encima de la plantación durante el día de la medición fue de 37.8 mol PAR m⁻² d⁻¹. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles.

Las funciones de respuestas del cuaje y de los componentes del rendimiento en aceite (densidad de frutos, peso seco y concentración de aceite) a la cantidad de PAR, no fueron afectados por la poda. De este modo, fue posible ajustar una única función de

respuesta para cada variable mencionada, al usar todos los datos correspondientes a los 3 lados del seto (Figs. 2.6 y 2.7). El cuaje ($\# \text{ frutos inflorescencia}^{-1}$) mostró una relación lineal significativa con los valores de PAR medidos en la primavera (fines de Septiembre 2006) sobre todo el rango de valores de PAR observados ($0\text{-}22 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 2.6a). La densidad de frutos ($\# \text{ L}^{-1}$) mostró una relación bilineal con la PAR con un valor umbral de $8 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (equivalente a 20% de PAR incidente) (Fig. 2.6b). El peso seco del fruto y la concentración de aceite (%) al momento de cosecha mostraron una relación lineal significativa en todo el rango de valores de PAR medidos en el canopeo (Fig. 2.7). En todos los casos, el mejor ajuste para los componentes del rendimiento en aceite con la PAR fue obtenido utilizando los valores de PAR de la primavera (fines de Septiembre 2006) más que los valores del verano (ver Apéndice I). Es probable que el tamaño potencial del fruto, dependiente del número de células, se defina durante este periodo de tiempo; aunque la respuesta de la concentración de aceite (%) fue menos clara.

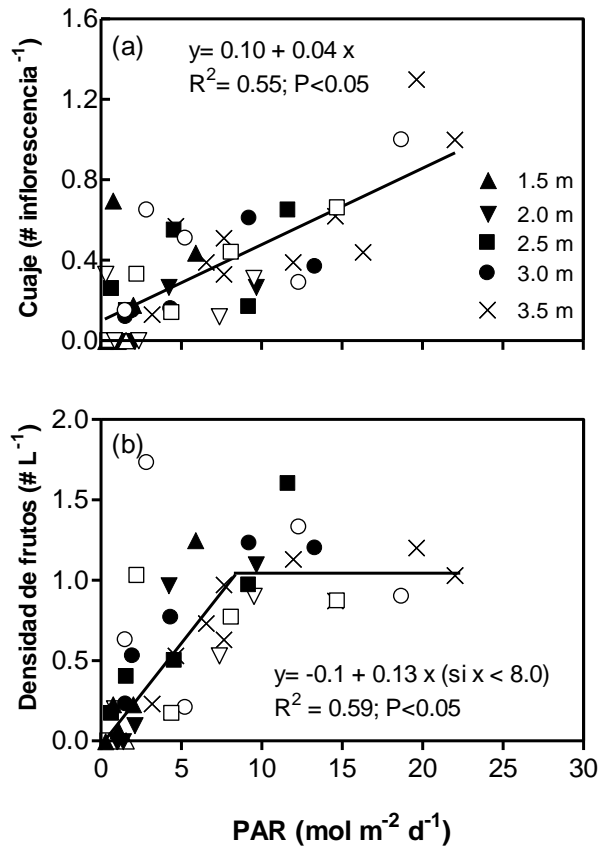


Fig. 2.6: Relaciones entre el (a) cuaje (número de frutos por inflorescencia) y (b) densidad de frutos (número de frutos por litro) con la radiación fotosintéticamente activa (PAR) recibida en diferentes posiciones dentro del seto durante la primavera (fines de Septiembre 2006) de la segunda temporada de crecimiento. La PAR incidente diaria recibida por encima de la plantación durante el día de la medición fue de $45.7 \text{ mol m PAR m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles. Lado no podado (símbolos cerrados); lado E podado (símbolos abiertos); tope podado (X). Para convertir la densidad de frutos en $\# \text{ m}^{-3}$ multiplique el valor expresado en $\# \text{ L}^{-1}$ por 1000.

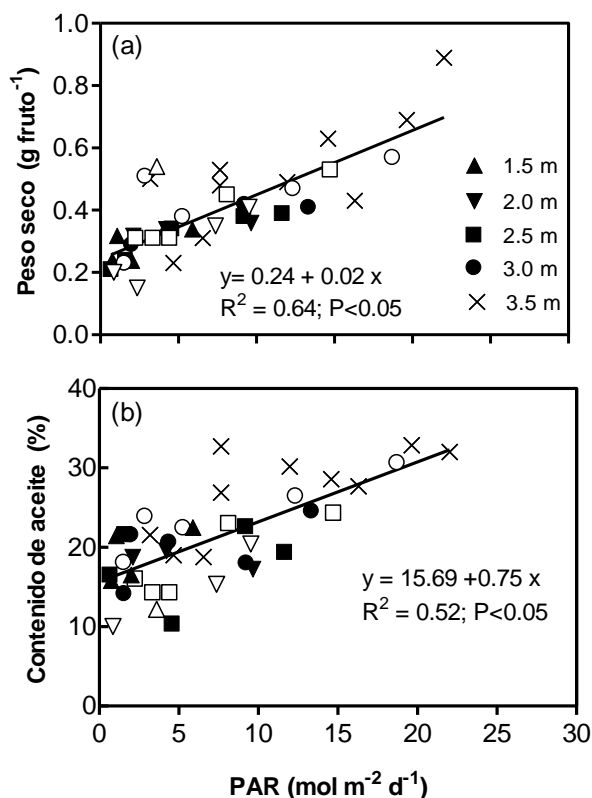


Fig. 2.7: Las relaciones entre el (a) peso seco del fruto y (b) la concentración de aceite (% sobre base de peso seco) con radiación fotosintéticamente activa (PAR) recibida en las diferentes posiciones dentro del seto durante la primavera (fines de Septiembre 2006) de la segunda temporada de crecimiento. La PAR incidente diaria recibida por encima de la plantación durante el día de medición fue de $45.7 \text{ mol PAR m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los distintos puntos graficados representan los datos de cada altura ubicados a diferentes distancias desde el centro del tronco. Cada punto es el promedio de 3 árboles. Lado no podado (símbolos cerrados); lado E podado (símbolos abiertos); tope podado (X).

2.4. DISCUSIÓN

El predominio de setos de gran porte es frecuente en las fincas de olivo ubicadas en latitudes subtropicales del Noroeste Argentino, posiblemente en asociación con la combinación del clima y de las prácticas de manejo (Gómez-del-Campo et al. 2010). La estructura de estos setos brinda la posibilidad de estudiar los determinantes y componentes del rendimiento en aceite dentro de un amplio rango de niveles de PAR y

condiciones de poda. Después de la poda aplicada al final del invierno sobre el lado E y el tope, las dimensiones del seto incrementaron desde 3 m x 3.5 m (ancho x altura) hasta 4.6 m x 5.5 m durante dos estaciones de crecimiento con la concomitante disminución de la PAR en su interior (Fig. 2.3). El mayor crecimiento del seto ocurrió durante la primera estación (particularmente sobre el lado E y el tope podados) cuando la carga de frutos fue muy baja debido a la poda en sí misma y a la ocurrencia de una helada severa. Si bien la poda mecánica en los frutales frecuentemente aumenta la cantidad de PAR distribuida en su interior, este efecto puede ser de corto plazo si el crecimiento del árbol no se controla adecuadamente. En este contexto, el corte indiscriminado de la poda mecánica (i.e., poda de rebaje) puede estimular sustancialmente la formación y el crecimiento de nuevas ramas, que terminan atenuando los niveles de PAR dentro del canopeo (Forshey y Elfving 1989; Gucci y Cantini 2000; Lombardini 2006).

La densidad de hojas dentro del canopeo es el resultado de la aparición de hojas nuevas y la senescencia de hojas viejas. Al final de la estación 2005-2006, las posiciones más externas del lado podado y el tope del seto tuvieron el doble de hojas en comparación con el lado no podado, debido a la mayor cantidad de ramas nuevas formadas por efecto de la poda. De manera similar, Gucci y Cantini (2000) establecieron que en la parte externa del seto y luego de una poda mecánica, se forma una mata de brotes que atenúa la penetración de la luz en su interior. En este sentido, la poda mecánica en el olivo puede conducir a una arquitectura del árbol menos deseable en comparación con la poda manual, como sugirieran Spann et al. (2008) para pistacho. Para todas las posiciones del canopeo (i.e., internas y externas), la densidad de hojas del lado podado y el tope del seto no mostró una clara relación con la PAR recibida, probablemente porque esta respuesta dependió más de la ruptura de la dominancia apical de las ramas podadas que de la PAR en sí misma (Fig. 2.4b y c). En contraste, la densidad de hojas sobre el lado no podado mostró un incremento lineal hasta alcanzar un valor umbral de $5 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($< 15\%$ de PAR incidente) (Fig. 2.4a). En este caso, el balance entre la aparición de hojas nuevas asociada con las posiciones más externas del canopeo y la menor cantidad de hojas determinada dentro del canopeo, evidenciaría que la PAR tiene un rol importante en la senescencia de hojas. Un estudio previo, determinó que reducciones drásticas de PAR ($< 10\%$) durante el verano, usando redes mediasombras, aumentaron la senescencia en olivo (Proietti et al. 1994).

Según mi mejor conocimiento, existe poca información en olivo concerniente a la respuesta de los determinantes del rendimiento (i.e., número de yemas axilares, densidad de inflorescencias, cuaje) a la cantidad de PAR recibida dentro del seto. La densidad de hojas, que también refleja parcialmente el crecimiento vegetativo, estima la cantidad de yemas axilares y potencialmente reproductivas. Aunque el número de yemas axilares al final de la primera estación (2005-2006) fue mayor dentro del lado podado y el tope del seto comparado con el lado sin podar, la densidad de inflorescencias en la siguiente primavera fue menor. Esto significa que el crecimiento exuberante asociado a la poda promovió la inducción de yemas vegetativas a expensas de las yemas reproductivas (Mika 1986; Genard et al. 2008; Bangerth 2009). En contraste a lo determinado con la densidad de yemas axilares entre los lados podado y no podado, la densidad de inflorescencias de ambos lados mostraron una relación bilineal con la PAR y un valor del umbral similares ($7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ equivalente a 18% de PAR incidente) (Fig. 2.5a y b). Un estudio pionero en olivo determinó que la densidad de inflorescencias fue marcadamente reducida bajo niveles $< 10\%$ de PAR incidente, cuando sombrearon artificialmente árboles enteros (Tombesi y Cartechini 1986).

Los datos del cuaje de las secciones podadas y no podadas del seto ajustaron una única función lineal con la irradiancia dentro del rango de valores de PAR observados (i.e., $0\text{--}22 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ equivalente a 0-50% de PAR incidente) durante la segunda temporada (2006-2007) (Fig. 2.6a). Esto indica por un lado, que se necesita una alta irradiancia ($> 50\%$) para maximizar el cuaje y por el otro lado, que la respuesta a la PAR no fue afectada por la poda del año anterior. Este valor de PAR es ligeramente mayor que el umbral del 40% observado en árboles de manzano (Jackson y Palmer 1977a) y notablemente mayor que el encontrado en avellano (25%; Hampson et al. 1996). Un análisis más detallado sugiere en parte que el cuaje mostró un relación lineal más que una bilineal con la PAR porque si bien la densidad de inflorescencias fue baja en las posiciones más iluminadas del tope y el lado podado del seto, el cuaje (# frutos inflorescencia⁻¹) fue mayor en estas posiciones. Esto significa que pocas inflorescencias resultaron en una mayor fracción de inflorescencias que formaron frutos, probablemente debido a la baja competencia entre frutos por carbohidratos. En el olivo como en otros frutales, fue sugerido que la competencia temprana entre frutos en activo crecimiento frecuentemente determina su abscisión (Iglesias et al. 2003; Rosati et al. 2010; Lakso 2011).

De modo similar a lo conocido en otros cultivos, el número de frutos es el componente que mejor explica el rendimiento en aceite en el olivo (Gómez-del-Campo et al. 2009; Trentacoste et al. 2010). En este estudio, la densidad de frutos de las secciones podadas y no podada del seto, ajustó una única función bilineal con la PAR con un valor umbral de $8 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (20% de PAR incidente) (Fig. 2.6b). Connor et al. (2009; 2012) obtuvieron un valor umbral algo mayor de $15 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (37% de PAR incidente) para el mismo cultivar ('Arbequina') de la relación entre la densidad de frutos y la PAR interceptada en setos estrechos y altamente porosos en Toledo (España). Sin embargo, la comparación directa entre los dos estudios es difícil porque en esta tesis se consideró la variación horizontal de la PAR dentro del seto, en tanto Connor et al. (2009) consideraron esencialmente gradientes verticales. Sin embargo, para mejorar el entendimiento de los controles que operan en la determinación de la densidad de frutos, son necesarios experimentos más manipulativos para examinar el rol individual de los determinantes del rendimiento sobre la densidad de frutos (Lavee et al. 1996; 1999) o la importancia de otras variables climáticas tales como la temperatura.

Las respuestas del peso seco del fruto y la concentración de aceite (%) a la PAR (Fig. 2.7) fueron similares a las obtenidas por Connor et al. (2009), a pesar de las diferencias entre localidades (Catamarca, Argentina vs. Toledo, España), en la estructura del canopy y en la metodología experimental utilizadas. Connor et al. (2009) encontraron que ambas variables respondieron linealmente a la PAR hasta un umbral de $25 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (60% de PAR incidente). En esta tesis, ambas variables respondieron de manera similar en el rango de PAR observado ($0\text{-}22 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Las pendientes de las relaciones también fueron similares entre los dos estudios. Es decir que la acumulación de materia seca del fruto ocurrió a una tasa de 0.02 g mol^{-1} de PAR mientras que la tasa de acumulación de aceite fue $0.75\% \text{ mol}^{-1}$ de PAR. Sin embargo, el ambiente estaría influyendo en la acumulación de aceite. Aunque la pendiente fue la misma, el porcentaje de aceite fue considerablemente mayor en Toledo que en Catamarca para un mismo nivel de PAR. Esta condición es común en Catamarca, posiblemente debido a la depresión de la síntesis de ácidos grasos bajo las altas temperaturas de verano (García-Inza et al. 2012). La acumulación activa de aceite en árboles de 'Arbequina' para Catamarca ocurre a mediados del verano con una temperatura media de 27°C y una PAR diaria promedio de $43 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Fig. 2.2), mientras que en Toledo este proceso

ocurre con una temperatura media de 15 °C y una irradiancia similar (Gómez-del-Campo et al. 2009).

El rol de la carga de frutos podría ayudar a discernir mejor las respuestas del peso seco del fruto y de la concentración de aceite. En este estudio, la carga de frutos en este trabajo fue de media a alta, evidenciando en algunas posiciones del seto valores máximos de 1000 frutos m^{-3} de canopeo. Con una carga de frutos similar, Trentacoste et al. (2010) determinó que la relación fuente-destino limita el peso seco del fruto y el peso de aceite por fruto en el cv. ‘Arbequina’. Más directamente, Tombesi et al. (1999) determinaron que el sombreado (< 10% de PAR incidente) redujo el peso del fruto y la concentración de aceite sobre árboles de olivo con alta carga de frutos. En cambio, ellos no detectaron efecto del sombreado sobre ambas variables bajo condiciones de baja carga de frutos. Evaluar las respuestas a la PAR desde una perspectiva fuente-destino podría ayudar a mejorar el modelado de la estructura óptima del canopeo.

Los resultados señalados en este capítulo sugieren que los determinantes del rendimiento, tales como el número de yemas axilares y la densidad de inflorescencias, tienen bajos requerimientos de PAR (i.e., <20% de PAR incidente). En cambio, los componentes del rendimiento, entre ellos el peso seco del fruto y la concentración de aceite necesitan una mayor irradiancia (> 50% de PAR incidente) para obtener su máximo valor. Esto significa que en setos de gran porte (en ancho y altura), en cuyos interiores predominan bajos niveles de PAR, el crecimiento del fruto y la acumulación de aceite serían seriamente reducidos. La poda mecánica realizada solo en un lado y el tope del seto modificó indirectamente la relación entre el número de yemas axilares y la PAR al final de la primera estación de crecimiento, debido al exuberante crecimiento de nuevas ramas por efecto de la poda. Sin embargo, durante la segunda estación de crecimiento, otros determinantes o componentes del rendimiento en aceite no fueron afectados en un alto grado por la poda.

En posteriores estudios será necesario extender los avances logrados en esta investigación debido a que hay otros factores (e.g., la relación rojo/rojo lejano [R/RL] [Kasperbauer y Kaul 1996]), además de la PAR, que se modifican con la distancia a la periferia del seto. Por ello, sería conveniente reducir los efectos de las potenciales co-variables de la PAR sobre las funciones de respuesta a este último factor, manipulando directamente la PAR (e.g., redes mediasombras con diferente transmisividad), y

focalizando las mediciones a una posición ubicada en el exterior del canopy. Asimismo, sería conveniente definir mejor los potenciales periodos críticos para la definición del número de frutos y del tamaño del fruto, ya que los resultados obtenidos en el presente capítulo estarían sujetos, en cierto grado, a las decisiones en cuanto a qué periodo calendario se utiliza para calcular la PAR interceptada.

Capítulo 3

Periodos cortos de sombreo durante el cuaje y el inicio del crecimiento activo del mesocarpo. Sus efectos sobre la generación del rendimiento en aceite y el crecimiento vegetativo

3.1 INTRODUCCIÓN

El rendimiento potencial de los frutales arbóreos en general, aumenta proporcionalmente con la densidad de plantación debido a una mayor intercepción de la radiación solar (e.g., Wunsche y Lakso 2000a,b). Pero junto con el aumento de la densidad de plantación también aumenta el volumen de canopeo sombreado. El sombreado de árboles frutales ha sido asociado a disminuciones en el número de frutos, peso seco y calidad de los frutos (e.g., Jackson y Palmer 1977a, b; Ferree et al. 2001; Marini y Corelli-Grappadelli 2006). Para modelar una estructura de canopeo que combine apropiadamente una alta intercepción de PAR y una alta fructificación, se requiere información acerca de los umbrales críticos de PAR para el crecimiento vegetativo, la densidad de floración, el cuaje y el peso seco del fruto (Connor 2006).

Recientemente, en setos de olivo se correlacionaron las variaciones de los componentes del rendimiento en aceite con las variaciones de la irradiancia PAR determinadas por estratos verticales (Connor et al. 2009; 2012) y horizontales (Cap. 2). Asimismo, el alcance del Cap. 2, extendió los hallazgos de Connor et al., ya que fueron examinadas las asociaciones entre los determinantes del rendimiento (yemas axilares, inflorescencias, % de cuaje) y la PAR. Ambos estudios proporcionan una valiosa información sobre las posibles relaciones entre los determinantes y componentes del rendimiento en aceite con la PAR (asociados, en los casos citados, con diferentes posiciones dentro del seto). Como se indicó en el capítulo anterior, Connor et al. estimaron la PAR interceptada diaria utilizando valores de PAR interceptada en Octubre (Marzo, HS) porque juzgaron a ese mes como el más apropiado para el crecimiento del fruto y la síntesis de aceite. En cambio, la aproximación utilizada en el Cap. 2 consideró valores de PAR interceptada en los meses juzgados como más apropiados para cada variable respuesta en función de la fenología del árbol. Es claro que los resultados obtenidos están sujetos, en cierto grado, a las decisiones en cuanto a qué periodo calendario se utiliza para calcular la PAR interceptada.

Para robustecer los resultados obtenidos en el Cap. 2 y en Connor et al., sería interesante independizar la respuesta a la PAR de otros factores que podrían covariar con el aumento del sombreado dentro del canopeo (e.g., aumento de la proporción de rojo lejano y la edad de la madera). Para ello sería recomendable centrar el estudio sobre una

determinada posición del canopeo. Relaciones más claras podrían emerger de experimentos donde se manipule la PAR incidente de modo tal que coincida con una determinada fenofase y concentrando las mediciones sobre una posición específica del canopeo.

El olivo tiene un ciclo bienal, donde en la primera estación se forman las yemas que pueden ser vegetativas o reproductivas y en la segunda estación ocurre la floración, el cuaje, el crecimiento del fruto y la acumulación de aceite a partir de las yemas florales formadas en la primera estación (Rallo y Cuevas 2008). La definición del número de frutos y el mayor crecimiento vegetativo ocurren entre plena floración y 40 días después de plena floración –DPF- (Rallo y Suárez 1989). El crecimiento del fruto requiere generalmente 6 meses e involucra 3 fases. En la fase I se forma el 70% del total de las células del fruto, en la fase II el endocarpo completa su esclerificación y se inicia la síntesis de aceite, y en la fase III predomina la expansión celular del mesocarpo y la acumulación lineal de aceite (Sánchez 1994; Conde et al. 2008; Hammami et al. 2011). El crecimiento simultáneo de los frutos y de las ramas potencialmente reproductivas en la siguiente campaña, puede establecer periodos de fuerte competencia entre ambos destinos. Estos periodos pueden llegar a ser críticos para el rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes (e.g., aumento del sombreado dentro del canopeo; déficit hídrico, etc.).

Como ocurre en otros frutales, un período potencialmente crítico al sombreado en el olivo estaría comprendido entre floración y cuaje, ya que allí se define el número de frutos (e.g., manzano, Lakso 2011; cítricos, Iglesias et al. 2003; vid, Ferree et al. 2001). El sombreado, al reducir los fotosintatos disponibles y con ello la tasa de crecimiento del fruto, desencadena la abscisión de aquellos que crecen a menor tasa (Byers et al. 1991; Lakso et al. 2001; Talón et al. 1997). En olivo se determinó que la abscisión de frutos aumentó cuando se sombrearon árboles durante 10 meses a partir de floración (Tombesi y Standardi 1977). Pero la función de respuesta a la PAR no pudo estudiarse porque solo se evaluaron árboles sin sombrear *versus* árboles sombreados intensamente (transmitancia menor a 15%). En el Cap. 2 de esta tesis se encontró que la densidad de frutos y la PAR medida alrededor del cuaje se ajustaron con una función bilineal que indicó que la abscisión de frutos aumentó con niveles menores al 20% de PAR incidente. Si bien el ambiente lumínico determinado alrededor del cuaje pareció explicar mejor la densidad de frutos a cosecha, es importante indicar que los frutos del

seto estuvieron expuestos a un sombreado más largo que las ventanas del desarrollo consideradas. A la luz de los antecedentes en otros frutales, sería un importante avance en el conocimiento del olivo determinar los efectos directos del nivel de PAR sobre el número de frutos manipulando directamente la PAR incidente durante el cuaje.

Durante la fase I del crecimiento del fruto de algunas especies, el sombreado disminuye el número de células formadas y consecuentemente, el tamaño potencial del fruto (e.g., avellano, Hampson et al. 1996; manzano, Lakso 2011). En olivo esto no ha sido estudiado, pero la PAR medida dentro de un seto durante fase I explicó mejor las variaciones en el peso final de los frutos, que la PAR medida en fechas posteriores (Cap. 2). Ello sugiere que el sombreado en este período podría reducir el tamaño potencial. Como se mencionó anteriormente, durante este período el crecimiento vegetativo es máximo (Rallo y Suárez 1989). Esta situación puede establecer una fuerte competencia por asimilados entre crecimiento vegetativo y reproductivo, que podría exacerbarse con el sombreado. En manzano, el sombreado durante la fase I redujo el tamaño del fruto pero no afectó al crecimiento de ramas (Bepete y Lakso 1998). Algo similar se observó en el olivo luego de 10 meses de sombreado intenso (Tombesi y Standardi 1977). Estas observaciones se contrapondrían a lo generalmente establecido para frutales donde el crecimiento del fruto sería el principal destino de carbohidratos del árbol (Grossman y Dejong 1994). En este sentido, analizar las respuestas del crecimiento vegetativo y reproductivo en el olivo durante esta etapa contribuirá a esclarecer las jerarquías en la partición de carbono.

Durante la fase II (endurecimiento del endocarpo) se inicia la biosíntesis de aceite y su lenta acumulación en el mesocarpo mientras que la tasa de división celular del fruto y la tasa de elongación de ramas disminuyen (Sánchez 1994; Rallo y Cuevas 2008). Por ello, es probable que el efecto negativo del sombreado tenga pocas consecuencias sobre el rendimiento en aceite de esa campaña. Por esta razón, es común la utilización de riego deficitario durante la fase II pues se determinó que no afecta sensiblemente al rendimiento en aceite en el olivo y en otros frutales de carozo (Li et al. 1989; Fereres y Soriano 2007; Gómez- del-Campo 2011).

Si bien el rendimiento en aceite del olivo fue frecuentemente mejor explicado por el número de frutos (Connor et al. 2012), ha sido sugerido que las variaciones en el tamaño del fruto y la concentración de aceite podrían ser críticas para el rendimiento si

disminuye la provisión de asimilados (revisado por Connor y Fereres, 2005). En un estudio previo, donde los árboles de olivo fueron sombreados (10% de transmitancia PAR) durante la fase de síntesis activa de aceite (i.e., fase principal del crecimiento del mesocarpo), el peso seco del fruto disminuyó un 55% en tanto el contenido de aceite se redujo en un 70% comparado con los árboles no sombreados (Proietti et al., 1994). Si bien es evidente el efecto negativo del sombreado sobre el peso y el contenido de aceite de los frutos, hasta el momento nunca fue evaluado si los frutos tienen la capacidad de recuperarse luego de un sombreado temporal. Este aspecto tiene una aplicación directa en las estrategias de manejo del canopeo. La poda en verde, realizada al inicio de la fase III del crecimiento del fruto, se considera una de las alternativas más efectiva para mantener restringido el vigor del canopeo (Sozzi 2007). A la luz de lo hallado en otras especies, es esperable que en el olivo la capacidad de recuperación varíe según el momento de ocurrencia del sombreado. En duraznero se determinó que la capacidad de recuperación del fruto fue alta cuando el período limitado por fuente se ubicó durante la fase de división celular del fruto, y disminuyó cuando la misma ocurrió más tardíamente (Grossman y DeJong 1995a). La alteración en el crecimiento del fruto durante su llenado puede ocurrir también bajo diferentes condiciones ambientales como el sombreado, la temperatura, o un estrés hídrico. Por ejemplo en girasol, la capacidad de recuperación de los frutos, luego de varios días de someter las plantas a alta temperatura, varió con el momento de ocurrencia del evento (Rondanini et al. 2003).

En algunos frutales como en el olivo, la floración de la siguiente temporada parece fuertemente influenciada por el ambiente lumínico predominante en la temporada anterior. Estudios que utilizaron redes mediasombras de transmitancia conocida, determinaron que la densidad de flores (flores # unidad de volumen de canopeo⁻¹) incrementó linealmente junto con la PAR hasta alcanzar un umbral próximo al 40% de PAR incidente en manzano (Jackson y Palmer 1977a) y del 23% en duraznero (Marini y Corelli-Grappadelli 2006; Mirás-Avalos et al. 2011). En cambio, en el Cap. 2 se determinó que la densidad de inflorescencias dentro de un seto de olivo disminuyó con niveles menores al 20% de PAR incidente en la temporada anterior. Un resultado similar se obtuvo después de un sombreado intenso (15% de PAR incidente) aplicado durante 10 meses previos a la floración (Tombesi y Cartechini 1986; Tombesi y Standardi 1977). Sería interesante evaluar si luego de un sombreado temporal ocurrido en la temporada anterior a floración, su efecto negativo puede revertirse durante el periodo post sombreado.

Este estudio se focalizó en el efecto del sombreado sobre las fases fenológicas de floración y cuaje, crecimiento inicial del fruto (i.e., crecimiento del endocarpo e inicio del crecimiento del mesocarpo) y fase inicial de la activa acumulación de aceite. En este sentido, los objetivos de este capítulo fueron: (i) corroborar si la fase fenológica de inducción floral es un posible periodo crítico para el rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes de PAR; (ii) establecer posibles periodos críticos para el rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes de PAR durante las fases fenológicas de cuaje y crecimiento temprano del fruto; (iii) estudiar los cambios en la habilidad competitiva entre destinos vegetativos y reproductivos bajo condiciones limitantes de PAR y (iv) determinar la capacidad de recuperación de los frutos después de retirado los tratamientos de sombreado.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Sitio experimental y tratamientos de sombreado

El experimento se condujo desde el 22 de Octubre de 2007 hasta el 23 de Enero de 2008 en una finca comercial con árboles de 8 años de edad de olivo (*Olea europaea* L. var. “Arbequina”) localizada a 15 km al noreste de Aimogasta, provincia de La Rioja, Argentina (28°55' S, 66°51' W; 800 m sobre el nivel del mar) dentro de la región fitogeográfica del Chaco Árido (Ayerza y Sibbett 2001). La precipitación media anual es de 100 mm, la temperatura media anual es de 20 ° C y la evapotranspiración potencial de referencia es de 1600 mm año⁻¹ (Searles et al. 2011). El marco de plantación fue de 4 m x 6 m con filas orientadas norte-sur. El riego suplementado fue de 650 mm año⁻¹ (coeficiente de cultivo = 0.7; coeficiente de reducción = 0.6) y fue aportado a través de 4 goteros por árbol de 4 l h⁻¹.

Se aplicaron 3 períodos consecutivos de sombreado artificial, con una duración de 4 semanas cada uno. Estos períodos abarcaron la secuencia fenológica desde inmediatamente después de plena floración hasta el inicio del crecimiento activo del

mesocarpo (Fig. 3.1). La plena floración ocurrió el 18/10/2007 y los periodos de sombreo fueron: (I) cuaje (22/10/2007 a 21/11/2007); (II) crecimiento del endocarpo (21/11/2007 a 22/12/2007 y (III) inicio del crecimiento del mesocarpo y de la acumulación de aceite (22/12/2007 a 23/01/2008). Además, los periodos I y II abarcaron la fase de mayor división celular del fruto (según Hammami et al. 2011).

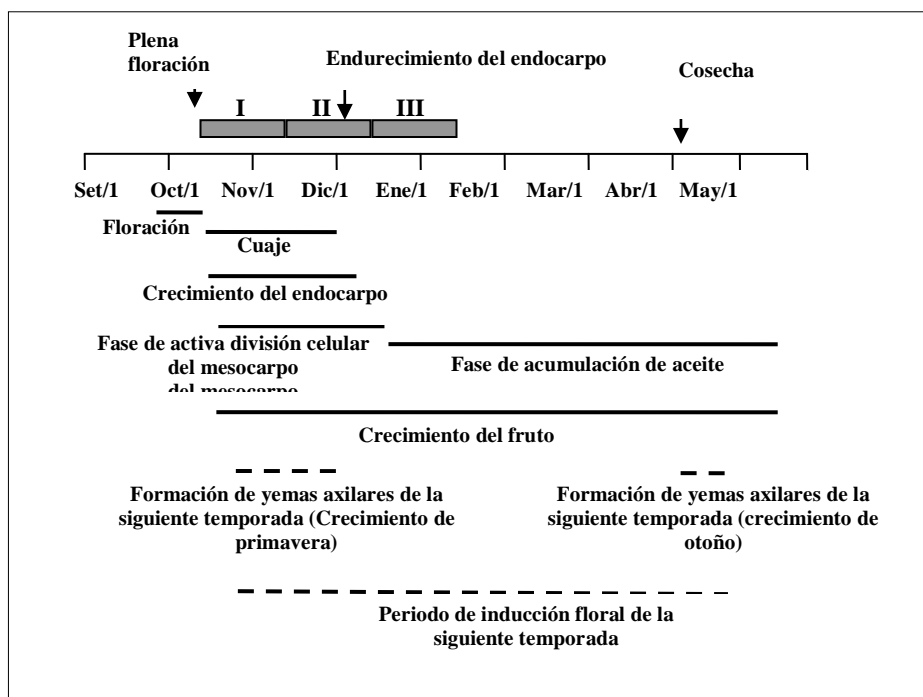


Fig. 3.1: Esquema de las fases fenológicas estudiadas durante los periodos de sombreo. Los rectángulos grises señalan el periodo abarcado por los tratamientos de sombreo artificial (I: 22/10/2007 a 21/11/2007; II: 21/11/2007 a 22/12/2007 y III: 22/12/2007 a 23/1/2008). Las fases fenológicas correspondientes a la temporada concurrente se indica con una línea continua mientras que aquellas correspondientes a la siguiente temporada se marcaron con una línea discontinua (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres 2005; Rallo y Cuevas 2008).

El diseño del experimento fue en bloques completamente aleatorizados con 4 niveles de sombreo artificial (3, 20, 40, y 70% de PAR incidente medidas sobre un plano horizontal) y 4 repeticiones por tratamiento (4 árboles). Como tratamiento control se eligieron aquellos árboles sombreados bajo un 70% de PAR incidente, en lugar de árboles expuestos a plena irradiancia (i.e., control no tratado). La elección de un control

tratado (i.e., con sombra mínima) garantiza en cierto modo que las condiciones microambientales (i.e., humedad relativa y temperatura media del aire) sean muy similares entre los tratamientos de sombreo, excepto en la cantidad de irradiancia.

Al inicio del experimento, la altura del árbol fue de 3 m con un volumen promedio de copa de 15 m³. Los distintos niveles de sombreo artificial se obtuvieron con redes plásticas de diferente transmitancia colocadas sobre estructuras metálicas de 4 m de altura y 3.5 m de ancho (Foto 3.1 y Fig. 3.2). Las sombras se colocaron sobre el lado norte (el más iluminado en el H.S.) de estos árboles, mientras que el lado sur no fue sombreo. Esto permitió el libre movimiento del aire dentro de la estructura y minimizó la generación de un microclima asociado a los tratamientos de sombreo artificial (Foto 3.1c). La mitad sombreada del árbol puede considerarse como una unidad independiente respecto del lado no sombreo, dado que estudios previos señalaron que el balance de carbono de una rama principal en árboles maduros de olivo sería relativamente autónomo (Proietti y Tombesi 1996).. La transmitancia de la tela mediasombra fue del 90% de PAR incidente en el tratamiento control bajo plena irradiancia, pero el sombreo parcial producido por los árboles vecinos dentro de la fila redujo este valor a un 70% de PAR incidente. Una poda moderada fue aplicada a los árboles vecinos durante el periodo experimental para evitar posteriores reducciones en la PAR recibida en el tratamiento control. Una poda similar se realizó sobre los árboles vecinos de los restantes tratamientos.

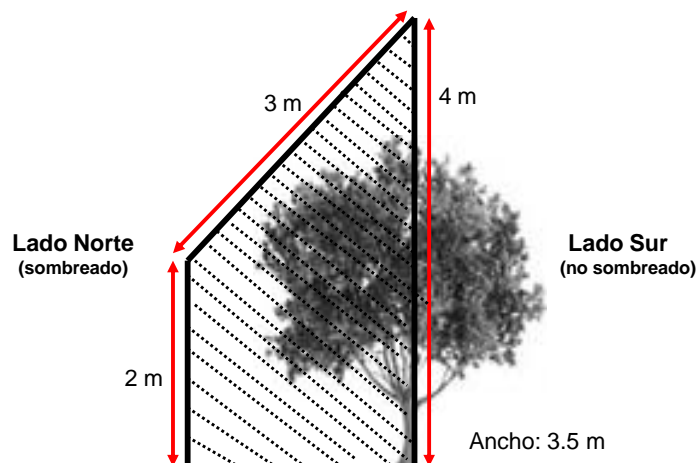


Fig. 3.2: Vista en lateral de la estructura de sombreo artificial

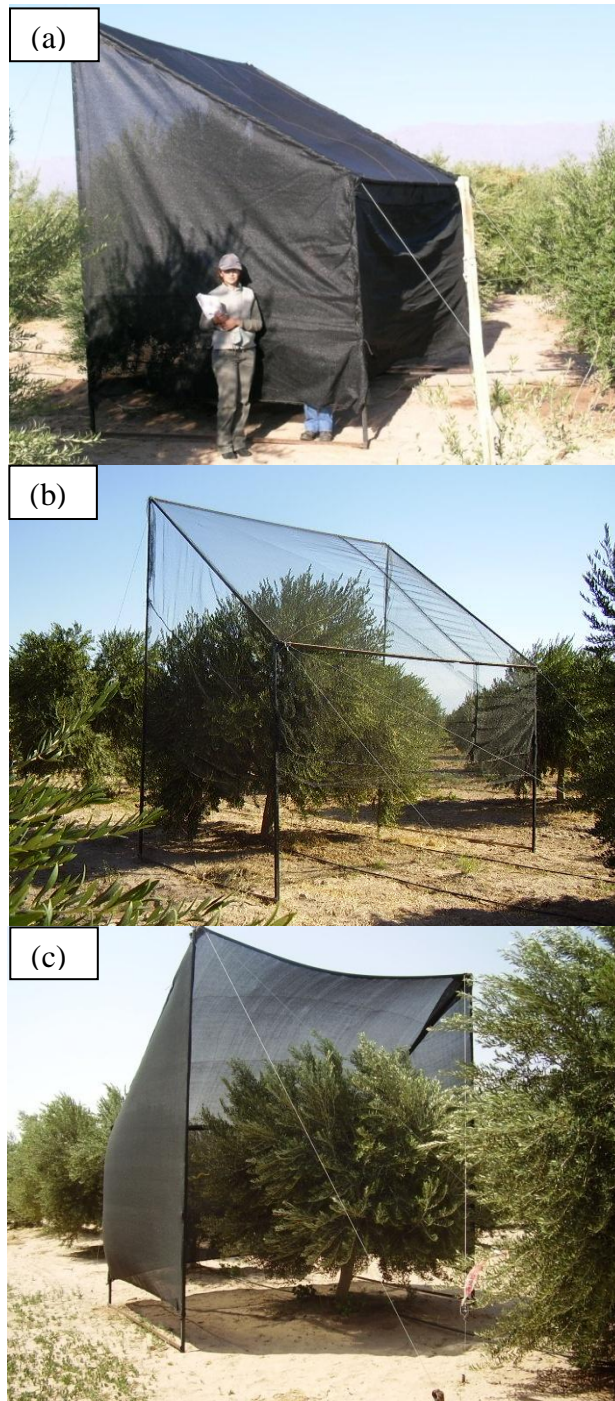


Foto 3.1: Estructuras de sostén con telas mediasombra correspondientes a los tratamientos de 3% y 70% de transmitancia PAR (a y b, respectivamente). (c) Las sombras fueron colocadas sobre la cara norte de los árboles de manera de facilitar el movimiento de aire (i.e., los vientos predominantes en la región provienen del Sur) y así minimizar el efecto sobre otras variables microclimáticas (i.e., temperatura, humedad relativa).

La irradiancia transmitida por las estructuras de sombreado (I) fue medida *in situ* una vez por mes en cada periodo de sombreado usando una barra integradora de PAR de

1 x 0.01 m (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) que se ubicó horizontalmente a una altura de 2 m y a 0.25 m del borde externo del canopeo sombreado, y perpendicular a la línea de plantación (dirección norte-sur). La radiación incidente (I_o) fue medida en el centro de la fila, fuera de la influencia de las estructuras de sombreado. Todas las mediciones de PAR se realizaron al mediodía solar, porque en un experimento preliminar observamos que la I/I_o medida al mediodía fue apenas un 6% mayor que la I/I_o diaria estimada a partir de la integración trapezoidal de 5 valores de PAR (8, 10, 12, 14, 16 hora solar). La PAR incidente diaria fue estimada a partir de datos a intervalos de 15 minutos de radiación de onda corta obtenidos de una estación meteorológica (Davis Instruments, CA, USA) localizada a 8 km de distancia. Los valores de PAR incidente sobre los lados sombreados de cada árbol individual fueron obtenidos multiplicando la PAR incidente diaria por el valor de transmitancia específico para cada árbol, variando entre 1 y 42 mol m⁻² día⁻¹. La temperatura del aire y la humedad relativa bajo la estructura de sombreado artificial fueron medidas una vez por mes en cada periodo de sombreado utilizando un termohigrómetro digital (Hygropalm 2, Rotronic Ag, NY, USA) y comparados con mediciones realizadas en el centro de la entrefila, fuera de la influencia de las estructuras de sombreado. Asimismo, corroboramos que las estructuras de sombreado no constituyeran una barrera para la polinización. Para ello colocamos trampas de polen ubicadas a 2 m de altura en el lado externo e interno de cada estructura de sombreado.

3.2.2 Crecimiento vegetativo, número de frutos y floración de retorno

La elongación de ramas sin frutos (ramas no fructíferas) se midió al inicio y al final de cada período de sombreado y a cosecha final (Abril 2008) sobre 10 ramas marcadas (de 5 y 7 cm de longitud inicial) ubicadas a 2 m de altura en la periferia de la copa sombreada (lado N) (i.e., 0.25 m desde la superficie externa).

El número de frutos por inflorescencia se cuantificó sobre 10 ramas fructíferas de aproximadamente 15 cm de longitud y con un nivel de floración promedio de 6 inflorescencias rama fructífera⁻¹. Las ramas fructíferas marcadas se ubicaron a 2 m de

altura, en la periferia del lado sombreado del árbol (i.e., 0.25 m desde la superficie externa). El recuento del número de frutos por inflorescencia se realizó sobre las ramas fructíferas marcadas, al inicio y al final de cada período de sombreado y luego a la cosecha final (Abril 2008). También se determinó la densidad de frutos ($\# \text{ m}^{-3}$) a cosecha final dividiendo el número de frutos por el volumen de copa sombreada (lado N). Para estimar el volumen de la copa sombreada, primero se calculó el volumen total del árbol midiendo la altura y el diámetro, asemejando su forma a un esferoide. En segundo lugar, se dividió el volumen total del árbol por 2.

La floración de retorno se midió en la primavera de la siguiente campaña (2008-2009) sobre las 10 ramas no fructíferas de la campaña anterior. Se contabilizaron las inflorescencias formadas y el número de yemas axilares sobre cada rama marcada en la estación anterior.

3.2.3 Crecimiento del fruto y concentración de aceite

El peso seco por fruto y el porcentaje de aceite se determinaron al inicio y al final de cada periodo de sombreado, a los 45 días posteriores de aplicado los tratamientos y a cosecha final (Abril 2008). En cada cosecha se recolectaron 50 g de frutos (peso fresco) en la parte externa de la copa (i.e., dentro de los 0.25 m de la superficie externa) a una altura de 1.75 – 2.25 m sobre el lado sombreado (N) de cada árbol. Para minimizar posibles cambios en la relación fuente-destino sobre el crecimiento subsecuente de los frutos no cosechados, cada muestreo sucesivo de frutos se realizó dejando una distancia de 0.20 m entre cada muestra. El peso seco por fruto se determinó en submuestras de 10 frutos que se secaron en estufa a 70 °C hasta registrar peso constante. Para determinar la concentración de aceite, los frutos remanentes de cada muestra fueron triturados en un molino de martillos y el aceite obtenido fue extraído por seis horas con hexano a partir de la pasta seca, utilizando un equipo Soxhlet. El peso seco promedio y la concentración de aceite por fruto, el número de frutos y el rendimiento en aceite para cada lado de la copa fueron determinados separadamente.

3.2.4 Tasa de crecimiento relativa

Las tasas de crecimiento relativa (RGR) del fruto durante los periodos de sombreado, a los 45 días de finalizados los sombreados y a cosecha final, fueron estimadas como las tasas de incremento en peso por unidad de peso seco por grado día (Hunt 1982). Las RGRs fueron calculadas como $[\ln(w_2 - w_1)] / (t_2 - t_1)$, donde w_2 y w_1 son los pesos secos promedios para dos fechas de cosecha sucesivas t_2 y t_1 . La RGR de las ramas no fructíferas durante el sombreado y a cosecha final fueron calculadas de modo similar sustituyendo el peso seco por la longitud de rama (Solari et al., 2006). El tiempo térmico se calculó (en unidades de °Cd) usando el método del límite horizontal, sinusoidal simple (<http://www.ipm.ucdavis.edu/WEATHER/ddretrieve.html>), con una temperatura crítica de 7°C (límite inferior propuesto para el crecimiento de durazno por DeJong y Goudriaan 1989) y 40°C (límite superior sugerido para el crecimiento de frutos en olivo por Pérez-López et al. 2008). En este caso se eligió como umbral inferior, la temperatura crítica utilizada en duraznero (7 °C) y no la temperatura estimada por Pérez-López et al. (15 °C) para el olivo. Se tomó esta decisión tras considerar que el valor del umbral inferior propuesto por Pérez-López et al., se encuentra dentro del rango óptimo de temperaturas para la fotosíntesis en el olivo (i.e., 15-30 °C, según Rallo y Cuevas 2008). Por ello, es posible suponer que el fruto detiene su crecimiento con temperaturas menores a 15 °C. Además, el fruto del duraznero crece con una dinámica estacional muy similar al fruto del olivo. Los datos de temperatura del aire fueron registrados cada 15 minutos con una estación meteorológica automática (Davis Instruments, Hayward, CA, USA) localizada a 8 km del sitio experimental.

Para evaluar la habilidad competitiva de los destinos reproductivos y vegetativos, las RGR de ambos destinos se expresaron como porcentaje del tratamiento de 70% de PAR que fue considerado como control.

3.2.5 Análisis estadístico

Los datos se analizaron utilizando el procedimiento PROC GLM de SAS para ANOVA (SAS Institute, Cary, NC, USA) y el Test de Duncan para la comparación de medias de los tratamientos. En el caso de la evaluación de la floración de retorno (#inflorescencias yema⁻¹) se realizó un ANOVA factorial considerando periodo y sombreado como factores a 3 y 4 niveles respectivamente. Los datos de la floración de retorno se transformaron con raíz cuadrada de X debido a que en los datos originales la varianza era significativamente heterogénea y la distribución de los datos era marginalmente normal.

3.3 RESULTADOS

La PAR diaria y las temperaturas máxima y mínima aumentaron progresivamente durante el estudio (Octubre/07 – Enero/08) (Fig. 3.3). En promedio, la temperatura del aire y la humedad relativa bajo las estructuras de sombreado fueron 0.4 °C y 0.8 % más bajas que los valores registrados en el exterior de las estructuras, sin diferencias entre tratamientos ($P > 0.05$). La densidad de granos de polen (# cm⁻²) determinada tanto en el exterior como en el interior de las estructuras de sombreado no fue diferente entre tratamientos ($P > 0.05$), indicando que la polinización no fue obstaculizada por las redes mediasombras (ver Apéndice II).

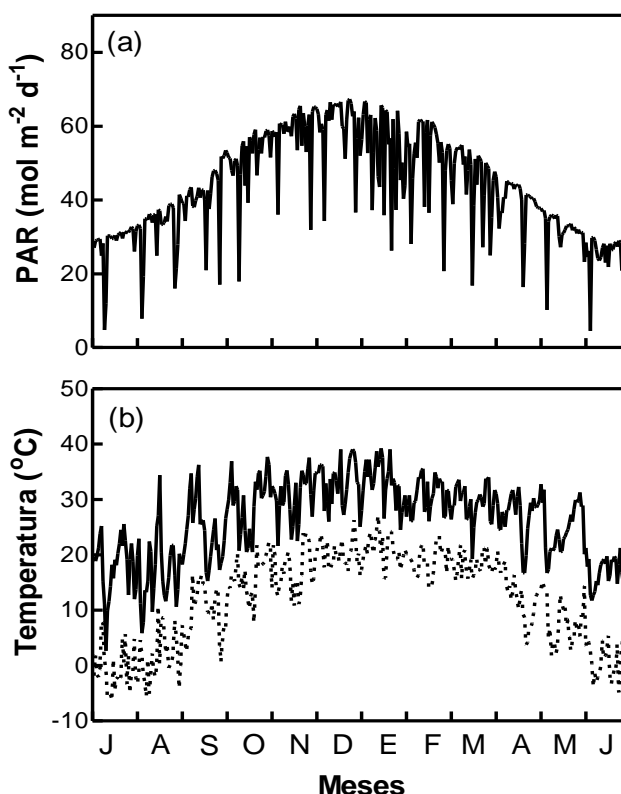


Fig. 3.3: (a) Radiación fotosintéticamente activa incidente y (b) temperaturas máximas y mínimas diarias registradas durante la estación de crecimiento 2007/08 en Aimogasta, La Rioja (Argentina).

3.3.1 Respuestas a la PAR durante los periodos de sombreo

La tasa de crecimiento relativa (RGR) del fruto se redujo con niveles menores al 70% de PAR incidente y consecuentemente, el peso seco del fruto fue menor en los 3 periodos de sombreo (Tabla 3.1, Fig. 3.4a). El peso seco del fruto después del cuaje (Periodo I) fue menor a partir de niveles $< 40\%$ de PAR incidente (Fig. 3.4a). En cambio, durante el endurecimiento del endocarpo (Periodo II) y al inicio del crecimiento activo del mesocarpo (Periodo III), el peso seco del fruto aumentó progresivamente dentro del rango de valores de PAR analizados (Fig. 3.4a). La RGR del fruto y consecuentemente, la ganancia en peso seco por fruto, se redujeron notablemente por efecto del sombreo hacia etapas más avanzadas del crecimiento del fruto (Tabla 3.1, Fig. 3.4a).

La mayor acumulación de aceite ocurrió durante el Periodo III, coincidente con el inicio de la acumulación activa de aceite en el olivo (Fig. 3.4b). En los 3 periodos, niveles <40% de PAR incidente redujeron la tasa de acumulación de aceite, aunque el mayor efecto se determinó sobre los frutos de los Periodos II y III (Tabla 3.1). En consecuencia, la concentración de aceite fue menor, especialmente durante el Periodo III (Fig. 3.4b).

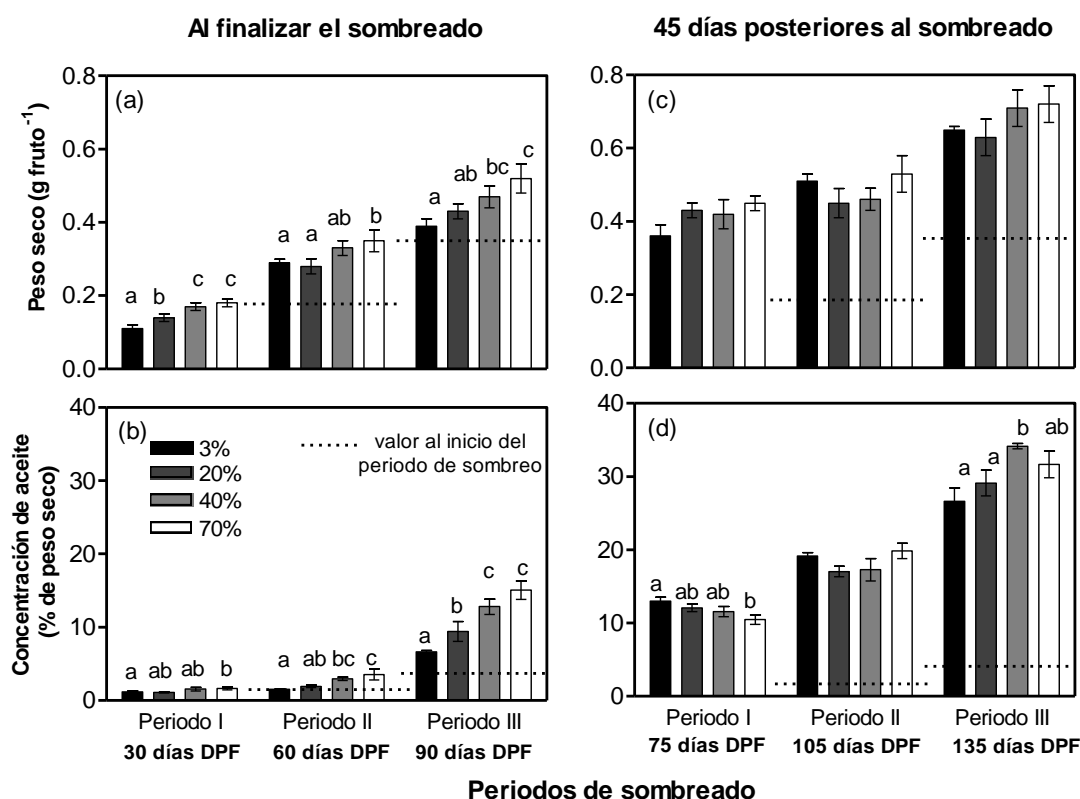


Fig. 3.4: Peso seco (g/fruto) y porcentaje de aceite sobre peso seco (%) al final de cada período de sombreado (a, b) y a los 45 días posteriores al sombreado (c, d). Se aplicaron 4 niveles de sombreado artificial: 3, 20, 40 y 70% (control) de PAR incidente durante el Periodo I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), Periodo II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007), y Periodo III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Las líneas de guiones señalan el valor de las variables al inicio de los ensayos (Periodo I: 0.00 g/fruto, 0.00% aceite; Periodo II: 0.18 g/fruto, 1.64% aceite; Periodo III: 0.35 g/fruto, 3.55% aceite). Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos dentro de un mismo período. La PAR incidente diaria promedio desde 22/10/07 hasta el 23/1/08 fue $58 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. DPF: después de plena floración.

La mayor elongación de ramas no fructíferas (i.e., ramas sin frutos) ocurrió durante el cuaje (Periodo I). En consecuencia, el mayor efecto del sombreado se

observó cuando los tratamientos se aplicaron en ese período (Tabla 3.2). En el Periodo I, la elongación de ramas mostró una relación bilineal con respecto a la PAR ($R^2 = 0.68$, ver Apéndice III), indicando que la elongación aumentó linealmente con la irradiancia hasta un umbral del 40% de PAR incidente, a partir del cual aumentos en la irradiancia no incrementaron su crecimiento. Así, la RGR de estas ramas se redujo a la mitad con respecto al control cuando se sombreó intensamente durante el Periodo I (Tabla 3.2). Las ramas no fructíferas solo evidenciaron diferencias entre tratamientos en su longitud pero no en el número de nudos ni en la cantidad de brotes ($P > 0.05$, datos no mostrados). En etapas más avanzadas del crecimiento del fruto (Periodo II y III), la elongación de estas ramas prácticamente fue nula en todos los tratamientos (Tabla 3.2).

Para evaluar la habilidad competitiva entre ramas no fructíferas y frutos en función de los tratamientos de sombreo, se graficó la tasa de crecimiento relativa de ambos destinos normalizada al valor del control (i.e., 70% de PAR incidente) (Fig. 3.5). Durante el cuaje (Periodo I), las ramas no fructíferas y los frutos crecieron a una tasa similar al control hasta un 40% de PAR incidente (Fig. 3.5a, Tablas 3.1 y 3.2). Pero a medida que la irradiancia disminuyó, la habilidad competitiva entre destinos cambió. Por ejemplo, bajo 3% de PAR incidente, las ramas crecieron un 50% menos que el control mientras que los frutos apenas redujeron su crecimiento en un 5%. Ello indica que el fruto fue el destino más fuerte durante esa fase. Como se indicó en párrafos anteriores, la elongación de las ramas fue muy escasa durante los Periodos II y III, mientras que el crecimiento del fruto y la síntesis de aceite aumentaron marcadamente. Sin embargo, la respuesta a la PAR de la habilidad competitiva fue similar entre destinos.

Tabla 3.1: Tasa de crecimiento relativa del fruto y tasa relativa de acumulación de aceite de frutos cosechados al final de cada período de sombreado (durante la sombra), a los 45 días expuestos a pleno sol (durante los 45 días posterior a la sombra) y a cosecha final (entre 45 y cosecha final). Los períodos considerados son I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007), y III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40 y 70% (control) de PAR incidente. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0.05$)

Periodo	PAR (%)	Tasa de crecimiento del fruto ($\text{mg g}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)			Tasa de acumulación de aceite ($\text{mg g}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)		
		Durante el sombreado	Durante los 45 días de post sombreado	Desde el final de los 45 días de post sombreado hasta cosecha final	Durante el sombreado	Durante los 45 días de post sombreado	Desde el final de los 45 días de post sombreado hasta cosecha final
I	3 %	13.56 ± 0.10 a	1.21 ± 0.05 a	0.49 ± 0.03 a	9.40 ± 0.21 a	3.68 ± 0.08 a	1.31 ± 0.06
	20%	14.00 ± 0.20 b	1.16 ± 0.07 a	0.46 ± 0.02 ab	9.68 ± 0.21 a	3.68 ± 0.09 a	1.36 ± 0.03
	40%	14.36 ± 0.07 c	0.85 ± 0.05 b	0.47 ± 0.03 ab	10.69 ± 0.37 b	3.04 ± 0.15 b	1.32 ± 0.07
	70%	14.49 ± 0.11 c	0.95 ± 0.09 b	0.40 ± 0.01 b	10.97 ± 0.31 b	2.89 ± 0.27 b	1.29 ± 0.03
II	3 %	0.74 ± 0.056 a	0.64 ± 0.01 a	0.46 ± 0.04	0.75 ± 0.06 a	3.44 ± 0.02 a	1.24 ± 0.09
	20%	0.69 ± 0.12 ab	0.52 ± 0.08 ab	0.56 ± 0.05	0.93 ± 0.23 b	2.92 ± 0.13 b	1.41 ± 0.06
	40%	0.95 ± 0.08 ab	0.40 ± 0.05 ab	0.47 ± 0.07	1.90 ± 0.18 c	2.32 ± 0.08 c	1.34 ± 0.17
	70%	1.05 ± 0.16 b	0.45 ± 0.05 b	0.42 ± 0.07	2.23 ± 0.46 c	2.40 ± 0.17 c	1.16 ± 0.09
III	3 %	0.16 ± 0.09 a	0.86 ± 0.08 a	0.29 ± 0.15	1.14 ± 0.12 a	3.14 ± 0.19 a	0.83 ± 0.21
	20%	0.32 ± 0.07 ab	0.61 ± 0.06 b	0.34 ± 0.17	1.79 ± 0.29 b	2.52 ± 0.15 ab	0.87 ± 0.12
	40%	0.45 ± 0.10 bc	0.66 ± 0.05 ab	0.24 ± 0.05	2.44 ± 0.21 c	2.32 ± 0.16 b	0.65 ± 0.13
	70%	0.61 ± 0.12 c	0.54 ± 0.12 b	0.34 ± 0.11	2.84 ± 0.24 c	1.73 ± 0.22 c	0.88 ± 0.21

Tabla 3.2: Incremento en longitud (cm) y tasa de crecimiento relativa ($\text{mm cm}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) de ramas no fructíferas para dos momentos de medición (al finalizar el periodo de sombreado y a cosecha final). Los períodos considerados son I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde 21/11/2007 a

22/12/2007), y III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40 y 70% (control) de sombreado. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0.05$).

Periodo	PAR (%)	Incremento en longitud de ramas no fructíferas (cm)	Tasa de crecimiento relativa ($\text{mm cm}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)	
		Durante el sombreado	Durante el sombreado	Desde el final del periodo de sombreado hasta cosecha final
I	3 %	2.65 ± 0.60 a	4.09 ± 0.94 a	1.09 ± 0.34
	20%	3.51 ± 0.46 a	4.37 ± 0.78 a	0.97 ± 0.12
	40%	5.57 ± 1.04 b	8.81 ± 0.92 b	0.77 ± 0.31
	70%	6.67 ± 0.52 b	7.98 ± 0.36 b	0.36 ± 0.26
II	3 %	0.40 ± 0.38	0.25 ± 0.21	1.98 ± 0.79
	20%	0.26 ± 0.20	0.18 ± 0.13	1.16 ± 0.61
	40%	0.34 ± 0.15	0.25 ± 0.75	0.95 ± 0.91
	70%	0.50 ± 0.15	0.38 ± 0.11	0.88 ± 0.44
III	3 %	0.20 ± 0.10	0.19 ± 0.11	1.31 ± 0.50
	20%	0.27 ± 0.11	0.18 ± 0.15	3.13 ± 1.21
	40%	1.02 ± 0.19	0.87 ± 0.39	2.00 ± 1.10
	70%	1.15 ± 0.61	0.64 ± 0.30	0.82 ± 0.61

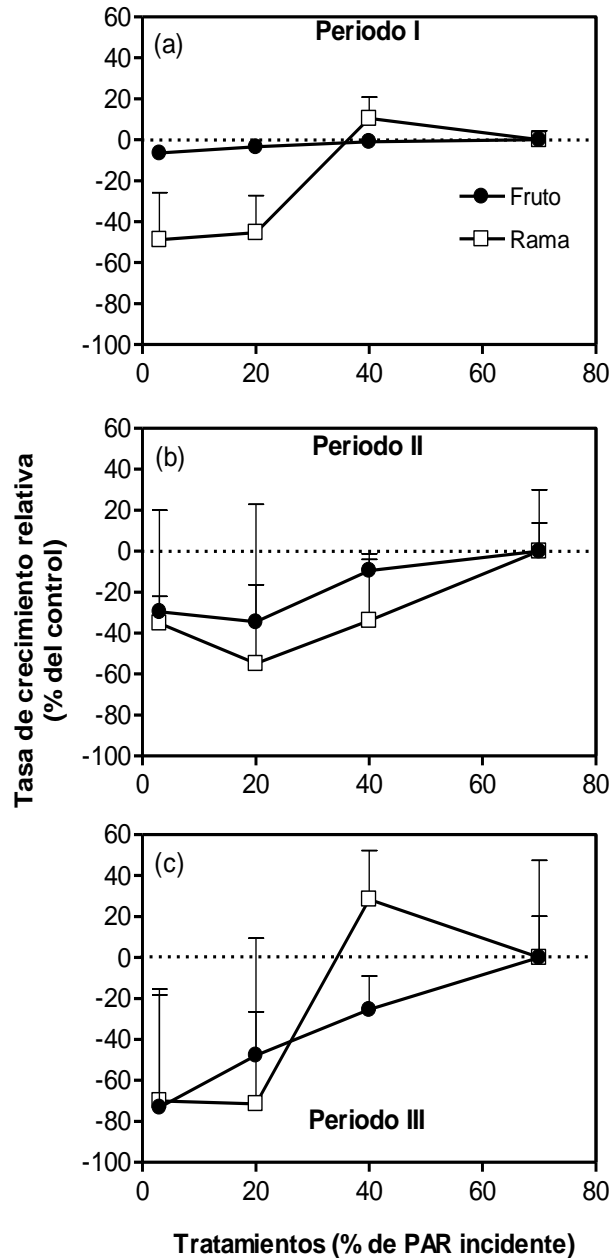


Fig. 3.5: Tasa de crecimiento relativa del peso seco por fruto (●) y de rama no fructífera (sin frutos) (□) determinadas al final del (a) Periodo I, (b) Periodo II y (c) Periodo III. La tasa de crecimiento relativa se expresó en porcentaje en función del control. Los tratamientos se expresaron como porcentaje de PAR incidente (3%, 20%, 40% y 70%).

3.3.2 Efectos post-sombreo

Durante los 45 días posteriores a la finalización de los tratamientos, las ramas no fructíferas crecieron a una tasa similar entre tratamientos, desde que finalizó el sombreado

hasta la cosecha final, en los 3 periodos estudiados (Tabla 3.2). En cambio, los frutos que recibieron previamente una menor irradiancia ($\leq 40\%$ de PAR incidente) crecieron a una mayor tasa que los frutos del control (70% de PAR incidente) en los 3 periodos ($P < 0.05$; Tabla 3.1). Consecuentemente, el peso seco del fruto fue similar entre tratamientos ($P > 0.05$) (Fig. 3.4c). Esta respuesta fue más evidente en los frutos bajo un 3% de PAR incidente, especialmente al inicio del crecimiento del mesocarpo (Periodo III), donde la tasa de crecimiento del fruto fue un 60% mayor que el control (Tabla 3.1). Entre los 45 días y la cosecha final, las tasas de crecimiento del fruto fueron similares entre tratamientos, a excepción de los frutos sombreados intensamente durante el cuaje (Periodo I) que continuaron creciendo a una tasa 20% mayor que la del control (Tabla 3.1).

La acumulación de aceite de los frutos previamente expuestos a niveles $\leq 20\%$ de PAR incidente durante el cuaje y el endurecimiento del endocarpo (Periodos I y II), ocurrió a una tasa 40% mayor que el control (Tabla 3.1). En consecuencia, la concentración de aceite de aquellos frutos fue ligeramente mayor (Periodo I) o similar (Periodo II) a los frutos que recibieron 70% de PAR incidente (Fig. 3.4d). En cambio, los frutos que crecieron bajo niveles $\leq 20\%$ de PAR incidente durante Periodo III, coincidente con el inicio de la acumulación activa de aceite, tuvieron una concentración de aceite un 20% menor que aquellos bajo el 70% de PAR incidente ($P < 0.05$; Fig. 3.4d), aun cuando la tasa de acumulación fue 2 veces mayor que el control (Tabla 3.1). Entre los 45 días posteriores a la finalización del sombreado y la cosecha final, las tasas de acumulación fueron similares entre tratamientos en los 3 periodos (Tabla 3.1).

A fin de entender en qué medida la capacidad de recuperación de los frutos, luego de un periodo corto de sombreado, podría explicar el tamaño final del fruto al momento de la cosecha, se correlacionó el peso seco del fruto obtenido a cosecha junto con el peso seco del fruto alcanzado durante los periodos de sombreado y de post-sombreado (Fig. 3.6). El tamaño final de los frutos provenientes de los árboles sombreados durante el cuaje (Periodo I) o el endurecimiento del endocarpo (Periodo II) no se correlacionó con el tamaño alcanzado al finalizar el sombreado (Figs. 3.6a, b), sino que fue mejor explicado por el tamaño del fruto alcanzado durante el periodo post-sombreado (i.e., 45 días después que se retiraron las sombras) (Figs. 3.6d, e). En cambio, el tamaño del fruto a cosecha fue mejor explicado por el tamaño del fruto alcanzado bajo los niveles de menor irradiancia aplicados durante el inicio de la expansión celular

del mesocarpo (Periodo III) (Fig. 3.6c) y no tanto por lo ocurrido durante el periodo de post-sombreo (Fig. 3.6f).

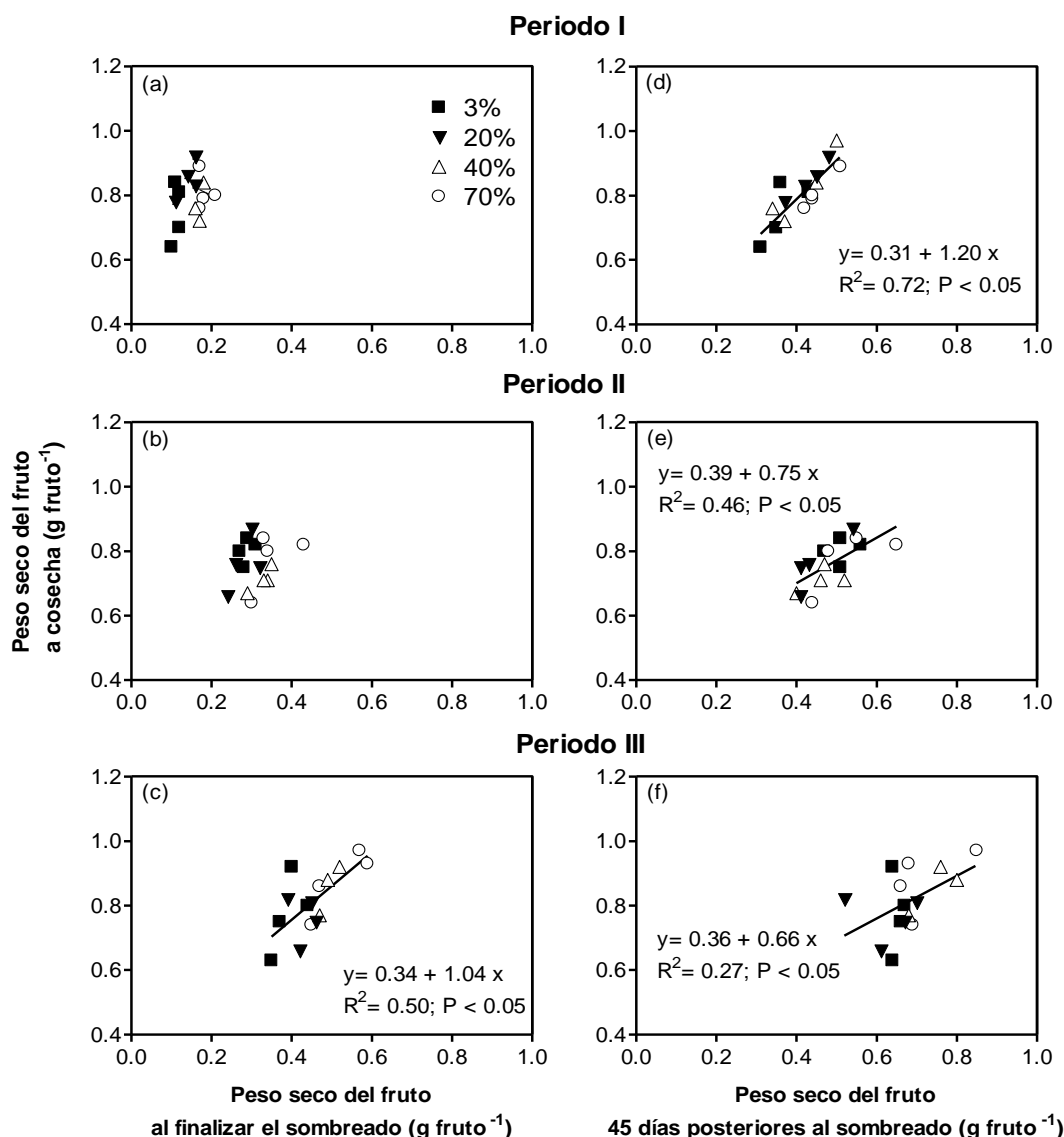


Fig. 3.6: Relación entre el peso seco del fruto a cosecha final y el peso seco del fruto después del sombreado artificial (a, b, c) y el peso seco del fruto a los 45 días de finalizado el sombreado (d, e, f). Los periodos considerados son: I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007) y III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Los niveles de sombreado se expresaron como 3, 20, 40 y 70% (control) de PAR incidente. La PAR incidente diaria promedio desde 22/10/07 hasta el 23/1/08 fue $58 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

3.3.3 Rendimiento en aceite a cosecha final

Cuando la irradiancia fue inferior al 40% PAR incidente durante el cuaje (Periodo I), el rendimiento en aceite fue un 40% menor con respecto al control (Fig. 3.7d). La densidad de frutos ($\# \text{ m}^{-3}$) determinada sobre todo el lado sombreado del árbol (N) se redujo con niveles < 40% de PAR incidente (Fig. 3.7a). En cambio, el peso seco del fruto fue similar entre tratamientos (Fig. 3.7b) y la concentración de aceite fue ligeramente mayor bajo los menores niveles de PAR debido, presumiblemente, a la compensación ocurrida por efecto de la menor densidad de frutos (Fig. 3.7c). En este sentido, la fuerte correlación determinada entre el rendimiento en aceite obtenido a cosecha y la densidad de frutos ($R^2 = 0.88$ $P < 0.0001$, ver Apéndice IV) indicó que el número de frutos fue el principal componente que determinó el rendimiento en aceite. El rendimiento en aceite a cosecha final no varió con los distintos niveles de PAR aplicados alrededor del endurecimiento del endocarpo (Periodo II) (Fig. 3.7d). En cambio, cuando los árboles fueron intensamente sombreados al inicio del rápido crecimiento del mesocarpo y de la acumulación activa de aceite (Periodo III), el rendimiento en aceite a cosecha final disminuyó un 45% con respecto al control (Fig. 3.7d). En este caso, el rendimiento en aceite fue mejor explicado por la disminución en la concentración de aceite, que fue un 15% menor en el sombreado más intenso que en el control, y por el marginalmente menor peso seco de los frutos (Fig. 3.7 b y c).

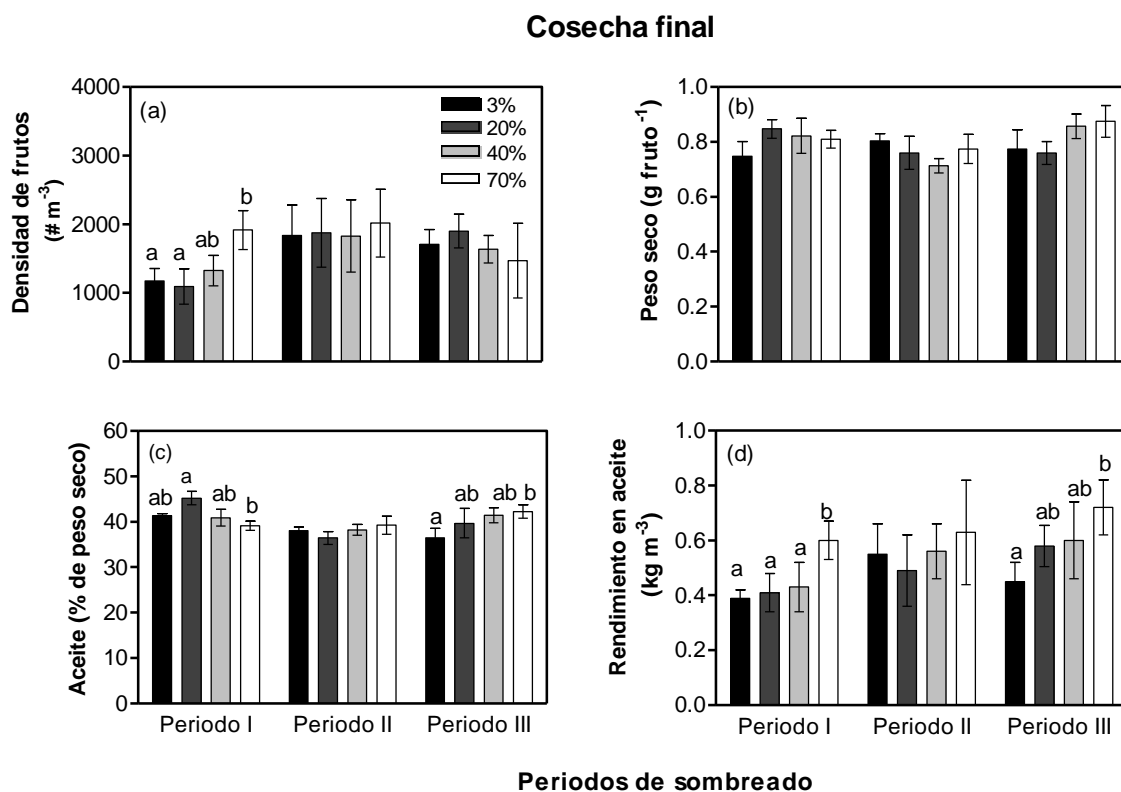


Fig. 3.7: (a) Densidad de frutos ($\# / \text{m}^3$ de copa), (b) peso seco de los frutos (g/fruto), (c) concentración de aceite (% en peso seco) y (d) rendimiento en aceite (kg / m^3 de copa) provenientes de la cosecha realizada el 1/4/2008 para todos los tratamientos y períodos conjuntamente. Los períodos considerados son: Periodo I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), Periodo II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007), y Periodo III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). En todos los casos los valores corresponden a los frutos cosechados del lado sombreado (lado Norte) de los árboles. Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40 y 70% de sombreado. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos dentro de un mismo período. La PAR incidente diaria promedio desde 22/10/07 hasta el 23/1/08 fue $58 \text{ moles m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Para convertir la densidad de frutos en $\# \text{ L}^{-1}$ multiplique el valor expresado en $\# \text{ m}^{-3}$ por 0.001

3.3.4 Floración de la siguiente temporada

La floración de retorno disminuyó en respuesta al sombreado aplicado en la temporada anterior para cualquiera de los períodos estudiados (Fig. 3.8). Los resultados de la intensidad de floración ($\#$ inflorescencias yemas⁻¹) en función de los tratamientos de sombreado se graficaron tomando los tres periodos en forma conjunta. Se procedió de esta forma pues no hubo interacción entre los niveles de sombreado y los periodos ($P>0.05$), ni diferencias en la respuesta entre períodos ($P>0.05$) siendo la respuesta al sombreado similar para cualquier periodo considerado. En este sentido, la mayor proporción de inflorescencias yemas⁻¹ se asoció a los mayores niveles de irradiancia ($\geq 40\%$ de PAR incidente). En cambio, bajo niveles $\leq 20\%$ de PAR incidente hubo un 40% menos de inflorescencias yemas⁻¹ con respecto al control. Nuestros resultados sugieren que una limitación de la PAR desde plena floración hasta el inicio del crecimiento activo del mesocarpio podría afectar negativamente la floración de la siguiente temporada, con su consecuente impacto negativo sobre el rendimiento en aceite.

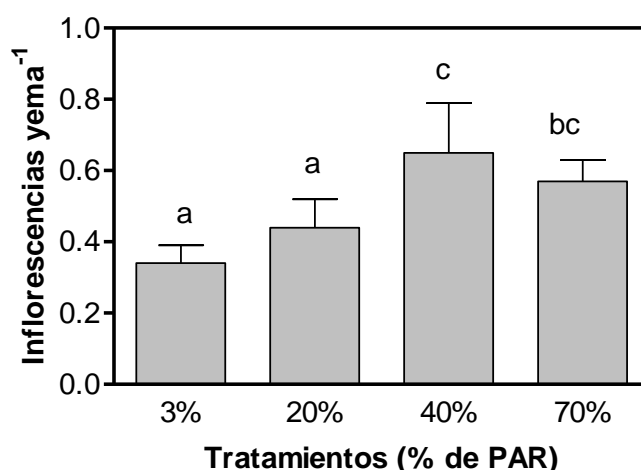


Fig. 3.8: Floración de retorno medida en la siguiente campaña expresado como número de inflorescencias dividido por el total de yemas localizadas sobre ramas que fueron sombreadas en la campaña anterior. Los datos representan el promedio para los 3 períodos de sombreado (i.e., I, II y III) y para las cuatro repeticiones por tratamiento y período. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P< 0.05$) entre tratamientos. (ANOVA, datos transformados: raíz cuadrada de las observaciones ($Y^{1/2}$)).

3.4 DISCUSIÓN

La respuesta del rendimiento en aceite al sombreado varió según el momento de ocurrencia del evento (Fig. 3.7). Una sombreado temporal alrededor del endurecimiento del endocarpo no afectó el rendimiento en aceite. En cambio, cuando la PAR se redujo durante el cuaje o al inicio de crecimiento activo del mesocarpo, el rendimiento en aceite fue menor. Resultados similares fueron reportados en otros cultivos anuales (e.g., girasol, Cantagallo et al. 2004) y frutales perennes (e.g., manzano, Jackson y Palmer 1977b; vid, Ferree et al. 2001). Mis resultados sugieren que el cuaje y el crecimiento inicial del mesocarpo serían periodos críticos para el rendimiento en aceite en olivo.

La máxima elongación de ramas no fructíferas ocurrió durante el cuaje y posterior a esta fase, la elongación fue escasa (Tabla 3.2) presumiblemente debido a la competencia ejercida por los frutos en activo crecimiento (Rallo y Suárez 1989; Dag et al. 2010). Por ello, la respuesta del crecimiento vegetativo al sombreado fue más evidente durante el cuaje. La RGR normalizada de las ramas no fructíferas y del fruto evidenció que el fruto tuvo prioridad en la partición de asimilados en todo el rango de PAR explorado (Fig. 3.5a). En cambio, las ramas no fructíferas crecieron a una máxima tasa con niveles $\geq 40\%$ de PAR incidente y por debajo del umbral, la tasa se redujo a la mitad. En manzano, la respuesta fue opuesta a la del olivo, dado que las ramas no fructíferas tuvieron prioridad por los asimilados bajo todo el rango de PAR explorado, mientras que el fruto redujo su crecimiento curvilinealmente (Bepete y Lakso, 1998). La diferente respuesta entre ambos frutales podría deberse a la naturaleza caducifolia del manzano, cuya generación del área foliar del canopeo acontece durante la formación del fruto (e.g., Lakso 2011). En este estudio, el crecimiento de ambos destinos nunca se aproximó a cero bajo un 3% de PAR incidente (valor cercano al punto de compensación lumínica según Bongi y Long, 1987). Este aspecto se discute más exhaustivamente en el Cap. 4.

La densidad de frutos disminuyó por efecto del sombreado aplicado durante el cuaje y consecuentemente, el rendimiento en aceite fue menor (Fig. 3.7, Periodo I). En fases posteriores al cuaje, la densidad de frutos no varió con el sombreado. A pesar que la densidad de frutos a cosecha final fue diferente, el número de frutos formados por inflorescencia medido sobre ramas marcadas ubicadas en la periferia de la copa

sombreada (lado N), no varió con el sombreado en ningún periodo (Tabla 3.3). Además, tampoco se observó caída de frutos después de haber retirado los tratamientos sobre los árboles de los 3 periodos estudiados (ver Apéndice V). Es probable que los frutos externos tuvieran una mayor habilidad competitiva que aquellos ubicados dentro de la copa, similar a lo propuesto para duraznero (Allen et al. 2005). En consecuencia, la menor densidad de frutos determinada sobre la mitad sombreada del árbol estaría explicada por la caída de frutos del interior de la copa, pero ello necesita ser verificado en posteriores estudios.

Tabla 3.3: Número de frutos por inflorescencias en ramas fructíferas al finalizar el periodo de sombreado. Los periodos considerados son I (desde 22/10/2007 a 21/11/2007), II (desde 21/11/2007 a 22/12/2007), y III (desde 22/12/2007 a 23/1/2008). Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error standard para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40 y 70% (control) de sombreado. Las letras similares indican que no hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P > 0.05$).

Período	% de PAR	Frutos inflorescencia ⁻¹
I	3 %	1.19 ± 0.26 a
	20%	1.34 ± 0.16 a
	40%	1.26 ± 0.17 a
	70%	1.14 ± 0.45 a
II	3 %	1.14 ± 1.11 a
	20%	1.03 ± 0.15 a
	40%	1.26 ± 0.17 a
	70%	1.14 ± 0.45 a
III	3 %	1.11 ± 0.12 a
	20%	1.10 ± 0.20 a
	40%	0.94 ± 0.17 a
	70%	1.44 ± 0.15 a

La densidad de frutos se redujo con niveles $\leq 40\%$ de PAR incidente (equivalente a $23 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) alrededor del cuaje. En el Cap. 2 se determinó que la densidad de frutos en un seto de olivo se redujo a partir de una irradiancia 3 veces menor (i.e., $< 8 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Asimismo, bajo un 3% de PAR incidente, la densidad de frutos fue cercana a cero en el Cap. 2 mientras que en el presente estudio (Cap. 3), fue

un 40% menor que el control. Estas diferencias podrían explicarse considerando que el aumento del sombreado dentro del canopy se asocia a posiciones más desfavorables del árbol (i.e., mayor senescencia, mayor proporción de luz rojo lejano, etc.). Relaciones más claras podrían emerger en posteriores estudios si se tiene en cuenta las posiciones del fruto dentro del canopy y sobre la rama fructífera (DeJong y Grossman 1995), la proximidad del fruto a la fuente y la contribución de carbono desde ramas no fructíferas (Walcroft et al. 2004) y la calidad de la luz (i.e., proporción de luz rojo lejano) (Greene et al. 1986).

El rendimiento en aceite también fue menor cuando el sombreado ocurrió al inicio del rápido crecimiento del mesocarpo, coincidente con el inicio de la acumulación activa de aceite (i.e., inicio de fase III) (Fig. 3.7). La concentración de aceite del fruto determinada durante el sombreado explicó mejor el rendimiento en aceite a cosecha en comparación a los demás componentes (ver Apéndice IV). Esto significa que el efecto negativo del sombreado no fue revertido completamente durante el periodo de post-sombreado. En consecuencia, la ocurrencia de un sombreado temporal al inicio de la fase de llenado del fruto, podría reducir el rendimiento en aceite si los niveles de irradiancia son inferiores al 40% de PAR incidente (equivalente a $23 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Mis resultados advierten que al inicio de la fase III del crecimiento del fruto (i.e., llenado del fruto) sería una etapa crítica para la determinación del rendimiento en aceite en el olivo bajo PAR limitante.

El aumento de la tasa de crecimiento del fruto después de un sombreado temporal, indicaría que los frutos tienen la habilidad de recuperar su tamaño potencial (Grossman y DeJong 1995a). Después de retirado el sombreado, aquellos frutos que recibieron previamente una menor irradiancia, acumularon materia seca y aceite a una tasa superior que los frutos del control (Tabla 3.1). En consecuencia, el peso seco del fruto a cosecha fue similar entre tratamientos (Fig. 3.7). La capacidad de recuperación del fruto aparentemente dependería del momento de finalización del sombreado. En este sentido, cuando el sombreado finalizó durante la fase de mayor división celular del fruto (según Hammami et al. 2011), el peso seco del fruto a cosecha fue mejor explicado por el tamaño alcanzado durante el periodo de post-sombreado (Figs. 3.6). En cambio, cuando el sombreado finalizó más tardíamente, el peso seco del fruto a cosecha fue mejor explicado por el tamaño del fruto alcanzado durante el sombreado (Fig. 3.6c). Estos resultados sugieren que la capacidad de recuperación del fruto luego de un déficit temporal de

asimilados tiende a aumentar cuando el periodo de post-sombreo ocurre durante la fase de mayor división celular del fruto.

La floración de la siguiente temporada disminuyó en respuesta al sombreado aplicado en la temporada anterior (Fig. 3.8). Niveles inferiores al 40% de PAR incidente (equivalente a $23 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), aplicados durante un mes entre floración y el crecimiento inicial del mesocarpio, se asociaron a una menor proporción de yemas florales de la siguiente temporada. Esto sugeriría que la inducción floral comenzaría desde el inicio de la formación de las nuevas yemas potencialmente floríferas (i.e., yemas axilares) generadas por el crecimiento del año y se extendería por lo menos hasta el inicio de la acumulación de aceite. Estos resultados coinciden con Rallo y Cuevas (2008), quienes señalan que las yemas axilares son sensibles a la inducción floral desde su formación en la primavera hasta que cesa el crecimiento de otoño. Al evaluar la floración de retorno luego de 4 meses de sombreado desde el inicio de la acumulación de aceite hasta cosecha no se observaron diferencias entre niveles de sombreado pero en ese caso la floración de retorno fue en general muy baja (ver Apéndice VI). En el Cap. 2), se determinó que la densidad de inflorescencias dentro de un seto disminuyó bajo una irradiancia 3 veces menor en comparación con los resultados obtenidos en el presente capítulo (Cap. 3)(i.e., $<20\%$ de PAR incidente equivalente a $7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Estas respuestas evidenciarían que la condición previa de los árboles (e.g., diferentes cargas de frutos) y otros factores que pudieron covariar con la PAR (e.g., relación rojo/rojo lejano, edad de la madera) dificultan su interpretación como una respuesta universal.

Resumiendo, este estudio determinó a través de la manipulación directa de los niveles de PAR, que los periodos críticos para la definición del rendimiento en aceite ocurrieron durante el cuaje (Periodo I) y durante el crecimiento inicial del mesocarpio (Periodo III). Este resultado constituye un avance en el estado actual del conocimiento de este cultivo, ya que era desconocido que un sombreado temporal en etapas reproductivas tempranas pudiera determinar el rendimiento en aceite al momento de cosecha, de modo similar a lo conocido en manzano. Asimismo, la eventual capacidad de recuperación de los frutos determinada luego de un periodo breve de sombreado, es un aspecto que nunca antes fue estudiado en olivo. Mis resultados sugieren que la mayor capacidad de recuperación de los frutos ocurrida durante el post-sombreo estuvo asociada con el periodo de activa división celular del fruto. Los resultados del presente

capítulo tendrían una implicación directa en las decisiones del momento oportuno de poda.

En estudios posteriores, utilizando una aproximación experimental similar a la usada en este capítulo, será necesario extender los avances aquí logrados, para corroborar, si la fase III del crecimiento del fruto (i.e., llenado del fruto) sería una posible etapa crítica bajo PAR limitante para la determinación del rendimiento en aceite, en función de la respuesta de sus componentes a la cantidad de PAR. También sería conveniente evaluar el efecto de la PAR sobre las dinámicas de acumulación del peso por fruto y de la concentración de aceite durante el llenado del fruto, para entender el mecanismo subyacente en las variaciones de su valor final.

Capítulo 4

Respuestas de los componentes del rendimiento en aceite y del crecimiento vegetativo a distintos niveles de sombreado durante la fase de acumulación de aceite (*)

(*) El contenido de este capítulo fue publicado como Cherbiy-Hoffmann, S.U., Hall, A. J, Rousseaux, M.C.2013. Fruit, yield, and vegetative growth responses to photosynthetically active radiation during oil synthesis in olive trees. Scientia Horticulturae 150, 110-116.

4.1 INTRODUCCIÓN

Maximizar la productividad en las plantaciones de alta densidad requiere de un manejo adecuado de la iluminación tanto en la superficie del seto como en su interior. Conocer los requerimientos de PAR de los componentes del rendimiento en aceite y en qué momento del ciclo una restricción de la PAR podría afectarlo negativamente, contribuiría a optimizar el manejo de la luz en el canopeo. Los resultados obtenidos en el Cap. 3 de esta tesis, sugieren la existencia de dos periodos críticos para la determinación del rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes de PAR. Tales periodos se ubican alrededor del cuaje (entre plena floración y los 30 días DPF) y al inicio de la fase III del crecimiento del fruto (i.e., 60-90 días DPF). Hasta el momento no se conocía que un sombreado temporal en etapas reproductivas tempranas pudiera determinar el rendimiento en aceite a cosecha, especialmente al inicio de la fase III (i.e., fase de acumulación de aceite). Mis resultados sugieren que un sombreado temporal después de la fase de cuaje, el rendimiento en aceite puede disminuir a causa de una menor concentración de aceite. Desde la perspectiva fuente-destino, todavía no está claro que ocurre con la demanda del fruto cuando la oferta de carbohidratos es menor (e.g., aumento del sombreado). En tales condiciones, es probable que la demanda del fruto disminuya para ajustarse a la provisión de asimilados, y consecuentemente el rendimiento en aceite potencial disminuya aun cuando el número de frutos no cambie.

Las evidencias en los oleaginosos anuales (e.g., girasol), por otro lado, indicaron que si la irradiancia disminuye durante el llenado de granos, el rendimiento en aceite al momento de la cosecha se reduce a causa de un menor tamaño de grano y contenido de aceite (Andrade y Ferreiro, 1996; Dossio et al., 2000; Arguirrezabal et al., 2003; Izquierdo et al., 2008). A diferencia de ello, en el olivo no ha sido estudiada todavía la respuesta del peso del fruto y de la concentración de aceite a la PAR durante la fase de llenado del fruto. Un estudio previo en olivo utilizando un nivel de sombreado artificial (10% de transmitancia PAR vs. plena irradiancia) durante la fase III del crecimiento del fruto determinó que el peso seco del fruto y la concentración de aceite disminuyeron drásticamente (Proietti et al., 1994). Los resultados obtenidos en Connor et al. (2009; 2012) en el Cap. 2 de esta tesis, evidenciaron dentro del rango de irradiancia estudiado, que el crecimiento del fruto y la concentración de aceite requieren una alta proporción de PAR (> 50% de PAR incidente). Sin embargo, estas respuestas podrían enmascarar posibles efectos compensatorios entre número y tamaño de frutos.

Para un mejor discernimiento, sería importante excluir la fase de cuaje en posteriores estudios dado que al variar la fuente (e.g., distintos niveles de irradiancia) cambia invariablemente el número de frutos (Egli 2006).

En el olivo, el peso del fruto y la concentración de aceite son determinados durante el periodo de llenado del fruto (i.e., fase III o fase de acumulación de aceite) (Beltrán et al. 2008). Consecuentemente, cambios en el nivel de asimilados (e.g., distintos niveles de sombreado) pueden verse reflejados en disminuciones en el peso final del fruto y en su concentración de aceite. Dicho efecto puede ser explicado por cambios en la duración de ese periodo y/o en la tasa de acumulación de materia seca en el fruto. Hasta el momento el efecto de la PAR sobre las dinámicas de acumulación del peso por fruto y de la concentración de aceite durante el llenado del fruto nunca ha sido estudiado en olivo. Ello podría ayudar a identificar el mecanismo subyacente de las variaciones en el valor final de dichos componentes del rendimiento en aceite.

Como en la mayoría de los frutales arbóreos, es probable que las relaciones fuente-destino también sean importantes en olivo particularmente porque el crecimiento vegetativo y reproductivo ocurre simultáneamente (Rallo y Suarez 1989; Rallo y Cuevas 2008). Esto frecuentemente conduce a una competencia entre el crecimiento de ramas y frutos, dónde la proporción de asimilados que se particiona hacia un determinado tipo de destino durante la estación de crecimiento, depende de la demanda y de la habilidad competitiva de otros tipos de destinos (Grossman y DeJong, 1995a; DeJong y Grossman, 1995; Marcelis et al., 1998). Los ajustes entre destinos han sido escasamente estudiados en olivo.

Los objetivos de este estudio fueron: (i) establecer un posible periodo crítico para el rendimiento en aceite bajo condiciones limitantes de PAR durante el llenado del fruto, en función de la respuesta de sus componentes y (ii) estudiar los cambios en la habilidad competitiva entre destinos vegetativos y reproductivos bajo condiciones limitantes de PAR.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Sitio experimental y tratamientos de sombreado

El estudio se realizó en el mismo sitio experimental descrito en el Cap. 3. En este caso, el ensayo fue conducido desde el 23 de Enero hasta el 22 de Mayo de 2008.

Las mediciones del crecimiento del fruto y la concentración de aceite se realizaron desde el cuaje hasta cosecha, y todas las respuestas al sombreado abarcaron 16 semanas consecutivas desde los 90 días hasta los 210 días después de plena floración (DPF) (Fig. 4.1). El periodo en estudio fue cuidadosamente elegido, ya que se decidió iniciar el ensayo una vez que el número de frutos estuviera establecido (i.e., después de la abscisión natural de frutos), para evitar así posibles efectos confundidos generados por la compensación entre número de frutos y tamaño. A los 90 días DPF, se determinó que el endocarpo había alcanzado su máximo tamaño y su completa esclerificación (i.e., endurecimiento del endocarpo) (Tabla 4.1). Esta etapa del desarrollo del fruto nos indicó el fin de la abscisión natural de frutos y el inicio de la acumulación lineal de aceite (según Gómez-del-Campo y Rapoport, 2008; Rapoport 2008; Conde et al., 2008) (Fig. 4.1).

El diseño del experimento y las mediciones de la irradiancia se realizaron de la forma descrita en el Cap. 3.

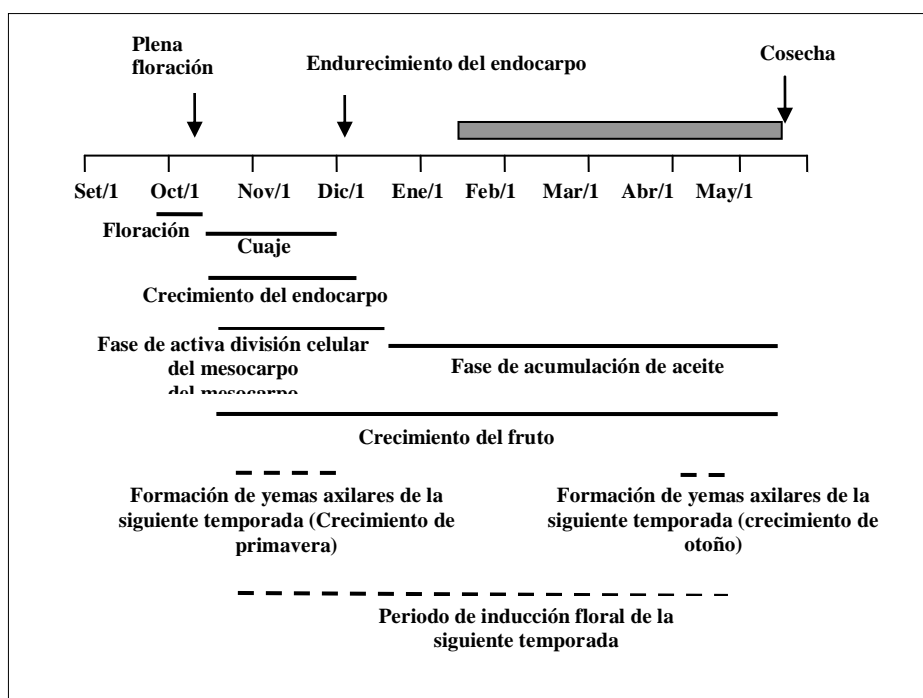


Fig. 4.1: Esquema de las fases fenológicas estudiadas durante el experimento de sombreado. El rectángulo gris señala el periodo abarcado por los tratamientos de sombreado artificial (23/1/2008 al 22/5/2008). Las fases fenológicas correspondientes a la temporada concurrente se indica con una línea continua mientras que aquellas correspondientes a la siguiente temporada se marcaron con una línea discontinua (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres 2005; Rallo y Cuevas 2008).

4.2.2 Dinámicas del crecimiento del fruto, de la acumulación de aceite y del crecimiento vegetativo

El peso seco del fruto y la concentración de aceite fueron determinados una vez por mes desde cuaje hasta la maduración, coincidiendo la cuarta cosecha con la imposición de los tratamientos. En cada cosecha, 100 g de fruto fresco fue colectado desde la parte externa de la copa (i.e., 0.25 m de la superficie externa) a una altura de 1.75 – 2.25 m sobre el lado sombreado (N) de cada árbol. Para minimizar posibles cambios en la relación fuente-destino que pudieran ocasionar los sucesivos muestreos de frutos, cada muestra de frutos fue cosechada dejando una distancia de 0.20 m entre muestreos. De este modo se evitó que el crecimiento subsecuente de los frutos no cosechados fuera alterado. El peso fresco y seco del fruto y la pulpa (exocarpo + mesocarpo) fueron determinados sobre submuestras de 10 frutos antes y después que el fruto fue secado a 70 °C hasta peso constante. Para determinar la concentración de

aceite, los frutos remanentes de cada muestra se molieron en un molino de martillo. Luego, se extrajo el aceite con hexano utilizando un extractor Soxhlet durante 6 horas. El peso seco promedio por fruto, la concentración de aceite promedio por fruto, el número de frutos y el rendimiento en aceite de cada lado del árbol, fueron determinados separadamente.

Tabla 4.1: Pesos promedios del carozo (endocarpo + semilla) y la pulpa (mesocarpo + exocarpo) de frutos provenientes del tratamiento control (70% de PAR incidente). El endurecimiento del endocarpo ocurrió 60 días después de plena floración (n = 4).

Partes del fruto	Peso seco (g fruto⁻¹)						
	30 días DPF	60 días DPF	90 días DPF <i>Inicio del experimento</i>	120 días DPF	150 días DPF	180 días DPF	210 días DPF <i>Fin del experimento</i>
Endocarpo+Semilla	0.12±0.02	0.21±0.01	0.30±0.02	0.30±0.01	0.31±0.03	0.32±0.03	0.32±0.01
Mesocarpo+Exocarpo	0.06±0.02	0.14±0.01	0.19±0.02	0.29±0.01	0.44±0.03	0.52±0.03	0.56±0.01

El crecimiento vegetativo de los árboles fue estimado midiendo la longitud de ramas sin frutos (ramas no fructíferas) y el área seccional del tronco. La longitud de la rama fue medida una vez al mes durante el periodo de sombreado sobre diez ramas marcadas (longitud inicial entre 5 y 7 cm) localizadas a 2 m de altura y sobre la periferia del lado sombreado de los árboles. El área seccional del tronco (TCSA) fue estimada desde la circunferencia del tronco medida a 0.30 m del suelo con una cinta flexible al inicio y al final del periodo de sombreado.

4.2.3 Tasas de crecimiento y datos meteorológicos

La tasa de crecimiento relativa (RGR) del fruto y ramas no fructíferas durante el periodo de sombreado fue estimada según la forma descrita en el Cap.3. La habilidad competitiva de ambos órganos se determinó de modo similar al descrito en el Cap. 3.

4.2.4 Análisis estadístico

Las funciones lineales o bilineales fueron ajustadas a las relaciones entre el rendimiento en aceite y sus componentes (número de frutos, peso seco del fruto y concentración de aceite) y PAR diaria ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) o el tiempo térmico ($^{\circ}\text{C d}$, $T_{\text{base}}7^{\circ}\text{C}$) usando la rutina no lineal del programa TBLCURVE (TBLCURVE 2D, 1994). El ajuste de las funciones bilineales con un punto de corte desconocido siguió el modelo $y = a + bx$ para $x \leq c$; $y = a + bc$ para $x > c$, donde y fue el tiempo en grados días o PAR, a fue el intercepto en y , b fue la pendiente de la función lineal, y c fue el punto de corte desconocido (el valor en x en el cual se maximiza la variable respuesta).

Las dinámicas del peso seco del fruto, de la concentración de aceite y de la elongación de ramas no fructíferas fueron analizadas usando el procedimiento PROC MIXED de SAS (SAS Institute, Cary, NC, USA) para ANOVA con medidas repetidas siguiendo las recomendaciones de Littell et al. (1998). Las medias de los tratamientos se contrastaron usando la función ESTIMATE del PROC MIXED. Las tasas de crecimiento relativa de las estructuras vegetativas y reproductivas fueron analizadas con el procedimiento PROC GLM de SAS para ANOVA. La prueba del rango múltiple de Duncan fue usado para comparar las medias de los tratamientos.

4.3. RESULTADOS

La PAR diaria como así también las temperaturas máximas y mínimas, disminuyeron progresivamente durante el periodo de tratamiento (Fig. 4.2). La temperatura del aire y la humedad relativa bajo las estructuras de sombreo fueron, en promedio, 0.4°C y 0.8% respectivamente, más bajas que los valores registrados fuera de las estructuras, sin detectarse diferencias entre tratamientos ($P>0.05$) ni entre variables.

4.3.1 Respuestas a la PAR durante el periodo de tratamiento

El endurecimiento del endocarpo (60 días DPF) y la culminación de la fase principal de crecimiento del endocarpo (90 días DPF) confirmaron que el experimento ocurrió durante la fase de acumulación de aceite (Tabla 4.1). La caída de frutos fue mínima durante el experimento y la densidad de frutos ($\# \text{ m}^{-3}$) fue similar entre tratamientos de sombreo (Fig. 4.3a). Esto permitió que las respuestas del peso seco del fruto y la concentración de aceite a la proporción de PAR incidente durante la fase de acumulación de aceite, no tuvieran efectos confundidos derivados de posibles compensaciones entre el número de frutos y el tamaño.

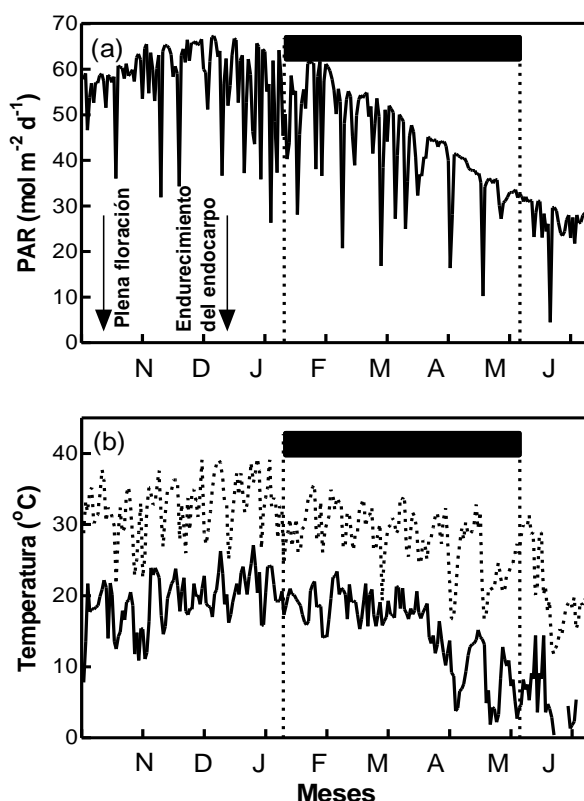


Fig. 4.2: (a) Radiación fotosintéticamente activa diaria (PAR), y (b) temperaturas máximas y mínimas diarias registradas durante la estación de crecimiento 2007/2008. Las líneas punteadas verticales y el rectángulo negro indican el periodo de sombreado.

Las respuestas del peso seco final del fruto, de la concentración de aceite y del rendimiento en aceite ajustaron por funciones bilineales con la proporción de PAR incidente en el borde externo de la copa sombreada (N) (Fig. 4.3b, c, d). El peso seco del fruto incrementó linealmente con la irradiancia hasta alcanzar un máximo peso de 0.9 g fruto^{-1} a $17 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (equivalente a un 40% de PAR incidente sobre un plano horizontal) (Fig. 4.3b). En forma similar, la concentración de aceite alcanzó su plateau a $15 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (34% PAR) (Fig. 4.3c). Al momento de la cosecha final, esta combinación contribuyó a un máximo rendimiento en aceite que fue de 0.59 kg m^{-3} con un umbral de $14 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (33% PAR).

Durante el periodo de sombreado, la longitud de las ramas no fructíferas incrementó linealmente desde 0.2 a 2.3 cm rama^{-1} sobre el todo el rango de valores de PAR incidente (1 a $35 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ PAR), sin evidenciar un umbral aparente (Fig. 4.4a). En forma similar, el área seccional del tronco (TCSA) incrementó linealmente desde 2.3 cm^2 hasta 7.1 cm^2 sobre el mismo rango de PAR (Fig. 4.4b).

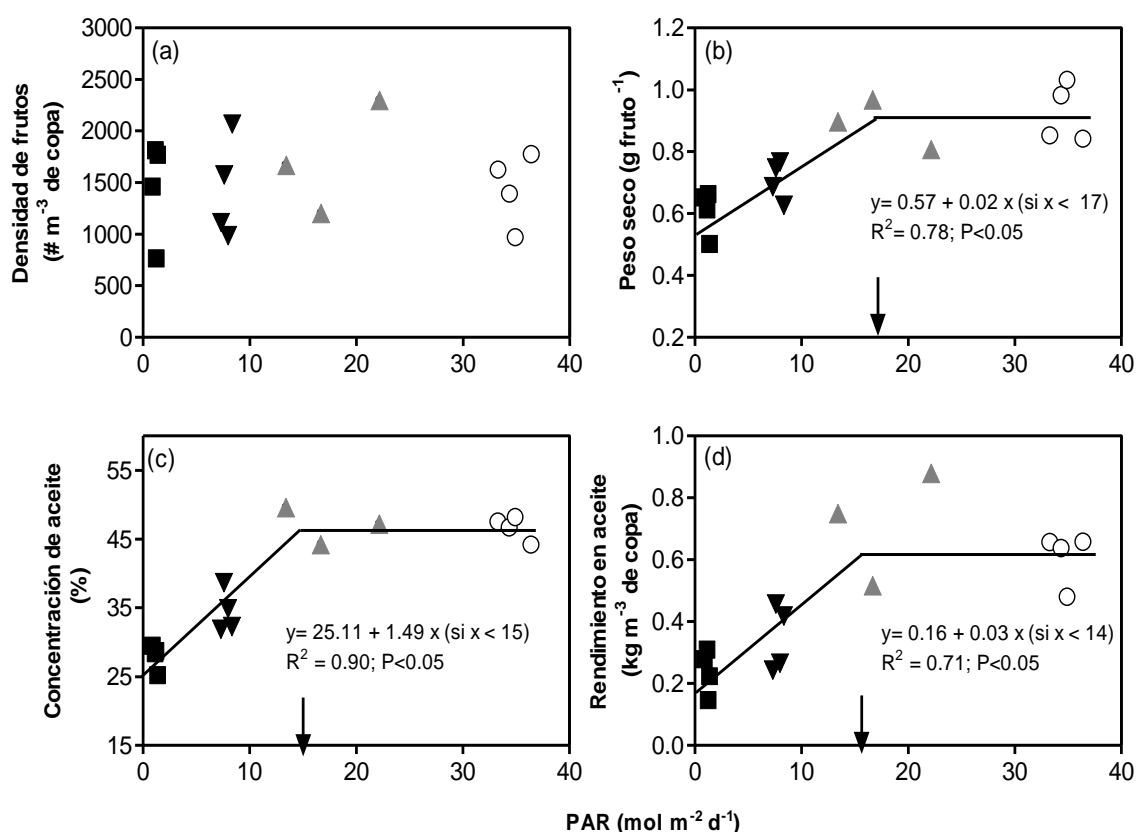


Fig. 4.3: Relaciones entre (a) densidad de frutos, (b) peso seco del fruto, (c) concentración de aceite, y (d) rendimiento final en aceite y la PAR promedio diaria medido en la porción externa de la copa sombreada (0.25 m). Los tratamientos de sombreado artificial se indican en las figuras como la proporción promedio de la PAR recibida por los árboles durante el estudio (■: 3%, ▼: 20%, ▲: 40%, ○: 70%). En las figuras b, c y d, la flecha ubicada en el eje-x indica el valor umbral de PAR. La PAR incidente diaria promedio (I_0) durante el experimento fue $42.9 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Para convertir la densidad de frutos en $\# \text{ L}^{-1}$ multiplique el valor expresado en $\# \text{ m}^{-3}$ por 0.001

4.3.2 Respuestas a la PAR de la tasa de crecimiento relativa durante el periodo de tratamiento

Durante el periodo de sombreado, las respuestas de la RGR a la cantidad de PAR, normalizadas con respecto a los valores del tratamiento control, difirieron entre órganos vegetativos y reproductivos (Fig. 4.5). La respuesta de la RGR del fruto se saturó bajo un 40% de PAR incidente mientras que las respuestas la RGR de las ramas no fructíferas y del TCSA tendieron a incrementar sobre todo el rango de PAR incidente.

Sin embargo, hubo un indicio que el incremento del TCSA cambió muy poco bajo los tres niveles más bajos de PAR (Fig. 4.5b; Tabla 4.3). Bajo niveles de PAR muy limitantes (3%, 20%), los valores de RGR normalizada de la elongación de ramas no fructíferas y del TCSA fueron menores que los valores de RGR normalizada del fruto (Fig. 4.5).

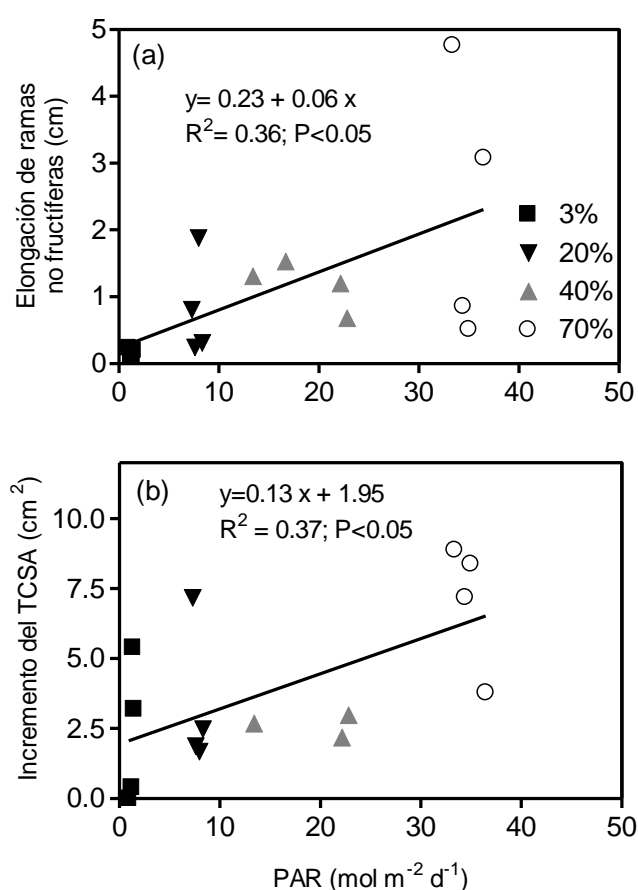


Fig. 4.4: Relaciones entre el incremento durante el periodo de tratamiento en (a) longitud de ramas no fructíferas (sin frutos) y b) en el área seccional cruzada del tronco (TCSA) y la PAR diaria promedio. Los tratamientos de sombreado artificial se indican en las figuras como la proporción promedio de PAR recibida por los árboles durante el estudio (■: 3%, ▼: 20%, ▲: 40%, ○: 70%). La PAR incidente diaria promedio (I_0) durante el experimento fue 42.9 mol m⁻² d⁻¹.

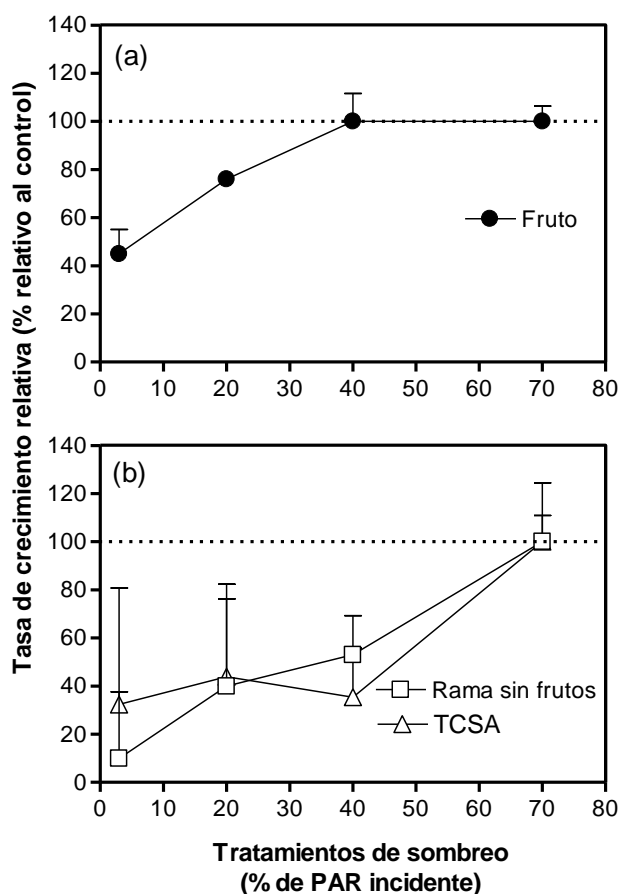


Fig. 4.5: Relaciones entre las tasas de crecimiento relativa normalizadas (con respecto a los valores del control [70% PAR]) y los tratamientos de sombreo (% de PAR incidente bajo las redes mediasombras) para (a) peso seco del fruto y (b) elongación de ramas no fructíferas y área seccional cruzada del tronco (TCSA). Cada punto es el promedio de 4 árboles por tratamiento y las líneas verticales indican el error estándar.

4.3.3 Dinámicas del peso seco del fruto, de la concentración de aceite y de la elongación de ramas no fructíferas

El peso seco del fruto incrementó siguiendo una o dos fases lineales en todos los tratamientos durante la fase de llenado del fruto, aunque las tasas de incremento y el número de fases lineales dependieron fuertemente del nivel de PAR (Fig. 4.6a). Después de la imposición de los tratamientos y para los niveles de PAR $\geq 40\%$, ocurrió un incremento de $0.40 \text{ g fruto}^{-1}$ bajo una tasa de $0.22 \text{ mg } ^{90}\text{Cd}^{-1}$ (Fig. 4.6a; Tabla 4.2), que fue similar a la tasa determinada durante el periodo previo al ensayo. Por debajo del 40% de PAR incidente, las tasas de crecimiento del fruto disminuyeron en relación a aquellas obtenidas antes de la imposición del sombreo. Bajo el sombreo severo (3% de

PAR incidente) las tasas de crecimiento del fruto fueron ligeramente positivas hasta la cosecha final.

La concentración de aceite bajo el tratamiento control incrementó lentamente durante los primeros 60 días DPF (o 1200 °Cd) y luego continuó aumentando linealmente hasta la cosecha final (Fig. 4.6b, Tabla 4.2). Con niveles de PAR $\geq 40\%$, la concentración de aceite incrementó en promedio 30 puntos de porcentaje durante la fase de acumulación de aceite a una tasa de 0.018 % °Cd⁻¹. Después de la imposición de los tratamientos y para los niveles de PAR más bajos que el 40%, las tasas de acumulación de aceite y la concentración final de aceite se redujeron. Bajo sombreado severo (3% de PAR incidente), la acumulación de aceite ocurrió a una tasa 2.5 veces menor que en aquellos frutos que recibieron $\geq 40\%$ de PAR (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Efectos de los tratamientos sobre las tasas de incremento de materia seca del fruto y de la concentración de aceite durante el periodo de tratamiento. Los valores son las pendientes de las relaciones lineales ajustadas a los datos (n = 4). Diferentes letras dentro de una columna indican diferencias significativas (P < 0.05)

Tratamientos	Tasa de incremento de materia seca por fruto (mg °Cd ⁻¹)	Tasa de incremento en la concentración de aceite (% °Cd ⁻¹)
3% PAR	0.074 ± 0.001 a	0.007 ± 0.001 a
20% PAR	0.144 ± 0.010 b	0.011 ± 0.001 b
40% PAR	0.225 ± 0.021 c	0.017 ± 0.001 c
70% PAR (control)	0.224 ± 0.005 c	0.018 ± 0.001 c

Tabla 4.3: Efectos de los tratamientos sobre las tasas de crecimiento relativa (RGR) del fruto, de ramas no fructíferas y del área seccional cruzada del tronco (TCSA) sobre la fase de activo crecimiento del mesocarpo ($n = 4$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$) y letras en *itálica* indican diferencias marginalmente significativas entre tratamientos ($P = 0.08$)

Tratamientos	Tasa de crecimiento relativa (RGR)		
	Frutos ($\text{mg g}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)	Ramas no fructíferas ($\text{mm cm}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)	TCSA ($\text{mm}^{-2} \text{ cm}^{-2} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)
3% PAR	0.169 ± 0.021 a	0.00016 ± 0.0000 <i>a</i>	0.130 ± 0.084 a
20% PAR	0.283 ± 0.018 b	0.00063 ± 0.0003 <i>ab</i>	0.208 ± 0.101 a
40% PAR	0.373 ± 0.043 c	0.00083 ± 0.0001 <i>ab</i>	0.114 ± 0.045 a
70% PAR (control)	0.375 ± 0.023 c	0.00158 ± 0.0007 <i>b</i>	0.408 ± 0.076 b

En contraste al aumento lineal de las tasas de crecimiento del peso seco del fruto y la concentración de aceite, y la similitud de las respuestas entre el tratamiento control y el 40% de PAR para ambas variables, las tasas de elongación de las ramas no fructíferas exhibieron una respuesta curvilínea en función del tiempo térmico (Fig. 4.6c). Además, las tasas de crecimiento de las ramas bajo un 40% de PAR incidente fueron consistentemente diferentes a la del control. En particular, y al menos para las mediciones realizadas a los 2400 $^\circ\text{Cd}$, el incremento de la elongación en tales ramas fue estadísticamente diferente entre los cuatro niveles de PAR. Las tasas de elongación de las ramas no fructíferas bajo un 3% de PAR incidente fueron próximas a cero.

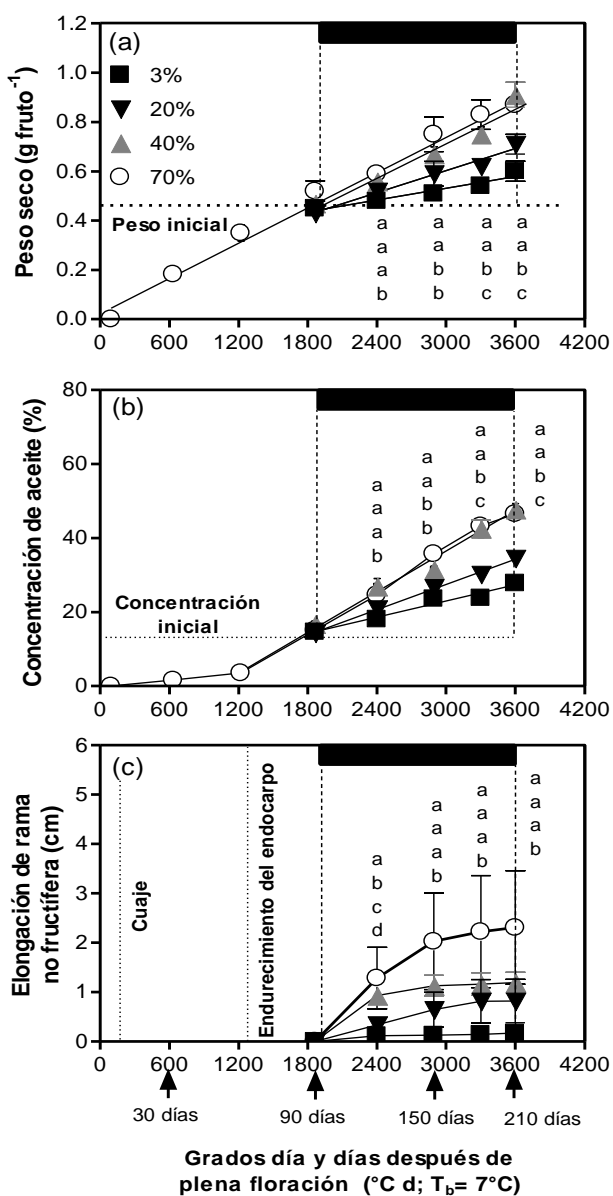


Fig. 4.6: Dinámicas de (a) peso seco por fruto, (b) concentración de aceite y (c) incremento en la longitud de ramas no fructíferas. El rectángulo negro identifica el periodo Enero-Mayo 2008 sobre el cual se aplicaron los tratamientos y la línea punteada horizontal indica el peso del fruto (0.52 g fruto⁻¹) y la concentración de aceite (15%) al inicio del estudio. Los tratamientos se expresaron como % de PAR incidente. Cada punto es el promedio de 4 árboles por tratamiento y las líneas verticales indican el error estándar (no aparecen cuando la línea es más pequeña que el símbolo). El tiempo en días después de plena floración (DPF) se indica debajo del eje-x. Letras diferentes en los grupos verticales ubicados arriba o debajo de los puntos de datos para cada medición indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$).

4.4 DISCUSIÓN

La aplicación de los tratamientos de sombreado después del endurecimiento del endocarpo aseguró que las subsecuentes respuestas del rendimiento en aceite estuvieron limitadas a la fase de acumulación de aceite y en menor medida, al crecimiento del endocarpo (Tabla 4.1). Además, se evitó satisfactoriamente la caída de frutos durante este periodo (Fig. 4.3a). Por ende, los resultados obtenidos pueden ser evaluados sin necesidad de considerar los efectos de posibles compensaciones entre número de frutos y tamaño del fruto. Las respuestas de los componentes del rendimiento en aceite a los niveles de PAR pueden ser consideradas como representativas de lo que puede ocurrir en árboles con alta carga de frutos (ca., 1500 frutos m⁻³).

Varias características de mis resultados indican que los frutos fueron los destinos dominantes para los asimilados durante la fase de acumulación de aceite. Entre los indicadores se incluyen:

- Tasas de incremento del peso seco y de la concentración de aceite del fruto sostenidas en el tiempo (aunque sensibles a niveles menores que el 40% de PAR incidente) (Tabla 4.2 y Fig. 4.6a, b), en contraste a las tasas de elongación de las ramas no fructíferas que fueron reducidas por niveles de PAR de 40%, 20% y 3%, hasta aproximarse a cero bajo un 3% (Fig. 4.6c, Tabla 4.3).
- La RGR normalizada de las ramas no fructíferas y del TCSA fueron más bajas que la del fruto a bajos niveles de PAR. Además la RGR de los órganos vegetativos aumentó sobre el rango de niveles de PAR explorado, en contraste a la saturación evidenciada por la RGR normalizada del fruto con niveles de PAR <40% (Fig. 4.5).

Los incrementos sostenidos del peso seco del fruto y de la concentración de aceite bajo un 3% de PAR (Fig. 4.5a, b y Tabla 4.3), así como los incrementos distintos de cero del TCSA (Fig. 4.4b) es algo sorprendente considerando que el nivel de PAR incidente fue cercano al punto de compensación lumínica (Bongi y Long 1987). Bajo esta condición de mínima ganancia de carbono, el crecimiento debió ser sostenido por la provisión de carbohidratos provenientes desde fuentes cercanas al fruto (olivo, Proietti y Tombesi, 1996; duraznero, Marsal et al. 2003; manzano, Morandi et al. 2011). Pero, la translocación de carbohidratos desde el lado sur no sombreado podría ser posible, así

como se documentó la translocación de fotoasimilados entre plantas (e.g., Ashmun et al. 1982) o entre organismos (e.g., Findlay y Read 1986), en especial bajo una reducción de carbohidratos. Esta respuesta pondría en evidencia que el balance de carbono de las ramas principales no sería completamente autónomo, en controversia con los hallazgos de Proietti y Tombesi (1996), cuyo estudio respaldaba la aplicación unilateral de los tratamientos de sombreado sobre los árboles elegidos. De todos modos, la partición de carbohidratos en árboles frutales todavía es un proceso pobremente comprendido (Wardlaw 1990; Allen et al. 2005).

En este estudio, las mediciones de la longitud de ramas no fructíferas y del TCSA se utilizaron como indicadores aproximados del crecimiento vegetativo. Sin embargo, en estudios posteriores es necesario expresar estas variaciones dimensionales del crecimiento vegetativo en función del carbono invertido, como fuera sugerido para duraznero (Grossman y DeJong 1995b). Estos datos no permiten juzgar claramente las posibles jerarquías establecidas entre las ramas no fructíferas y el tronco (Fig. 4.5b). Aunque es posible observar que los troncos de dos de los cuatro árboles bajo un 3% de PAR incidente continuaron incrementando su área seccional mientras que el incremento en longitud de las ramas fue prácticamente nulo (Fig. 4.4a, Fig. 4.6c, Tabla 4.3). Un estudio de las dinámicas de la elongación de las ramas y del TCSA, similar a la utilizada para las ramas (Fig. 4.6c) contribuirían a clarificar este aspecto.

Los resultados de este estudio (Fig. 4.3b, c, d) confirman la existencia de respuestas bilineales a la PAR para el tamaño del fruto, el contenido de aceite y el rendimiento en aceite encontradas por Connor et al. (2009; 2012). Sin embargo, la respuesta del rendimiento a la PAR no emerge claramente del estudio Connor et al. 2012 (en su Fig. 2), posiblemente debido a que sus resultados fueron compilados desde 10 diferentes fincas comerciales, una circunstancia que dificulta discernir las funciones de respuesta. Es interesante señalar que los resultados del Cap. 2 no evidenciaron indicios de respuestas de tipo umbral para el peso seco del fruto y el contenido de aceite, posiblemente porque el rango de PAR explorado en su experimento fue menor que el descrito aquí.

Es importante resaltar que hasta ahora no era conocido en el olivo, que una disminución de la irradiancia durante el llenado del fruto pudiera reducir el rendimiento en aceite como consecuencia de un menor tamaño del fruto y contenido de aceite, ya que en este caso, el número de frutos no varió en función de la PAR (Fig. 4.3). Esto podría ser importante en aquellas situaciones donde las fases finales del crecimiento del

fruto ocurren bajo niveles de radiación decreciente y en aquellas en las cuales un excesivo crecimiento vegetativo aumenta el sombreado de las hojas que proveen de fotoasimilados a los frutos del interior del canopeo.

En resumen, este estudio ha demostrado que la manipulación de los niveles de PAR incidente durante la fase de acumulación de aceite (i.e., fase de llenado del fruto) puede reducir el peso seco final del fruto y la concentración de aceite. Además, confirmó la existencia de umbrales superiores en las respuestas a la PAR de estas variables, y proporcionó evidencias sobre la prioridad del crecimiento del fruto en la partición de fotosintatos sobre el crecimiento vegetativo con niveles bajos a moderados de PAR. En el siguiente y último capítulo se realiza un análisis comparando los resultados de correlaciones dentro del seto (capítulo 2) con aquellos resultados a través de la manipulación directa de la PAR, abarcando los diferentes componentes y determinantes del rendimiento en aceite.

Capítulo 5

Discusión General

Esta tesis exploró algunas de las incertidumbres y lagunas del conocimiento que podrían afectar el manejo del canopeo en las plantaciones densas de olivo, particularmente aquéllas que afectan la distribución de la PAR en el canopeo. En general, el canopeo se poda mecánicamente para ajustar su volumen a la cosecha mecánica sin considerar cómo esta práctica altera el balance natural entre crecimiento vegetativo y reproductivo ni sus consecuencias sobre el rendimiento (Connor 2006). La importancia de obtener funciones matemáticas simples para describir la generación de los componentes y determinantes del rendimiento en aceite en función de la PAR, reside en su utilidad para mejorar el modelado de la estructura óptima del canopeo en el olivo. Con este conocimiento será posible establecer la frecuencia e intensidad de la poda sobre una base fisiológica apropiada para el cultivo. A la luz de las incertidumbres y lagunas en el conocimiento expuestas en el Capítulo 1, esta tesis se concentró en el estudio del ambiente lumínico y su relación con la generación del rendimiento en aceite, con particular énfasis en los potenciales periodos críticos para la definición del número de frutos y de la síntesis de aceite.

5.1 Respuestas asociadas a los valores de la PAR determinadas por la posición dentro del canopeo

Como primer paso, los experimentos realizados buscaron relacionar las variaciones en los componentes y subcomponentes del rendimiento en aceite dentro de un seto, con las variaciones en la PAR en las mismas posiciones durante dos estaciones de crecimiento consecutivas, con especial énfasis en los eventuales efectos de la poda sobre estas relaciones (Cap. 2). Estas cuestiones estaban muy poco comprendidas en olivo antes de iniciar la tesis y su resolución resulta clave para avanzar en el modelado de la estructura óptima de cultivo, y sobre nuestro entendimiento de los efectos de las prácticas de manejo, como la poda, sobre la fisiología del árbol. Usando esta aproximación, en el Capítulo 2 se pusieron a prueba la primera y segunda hipótesis enunciadas, las cuales establecían que **(i) existen funciones de respuesta a la PAR propias de cada determinante y componente del rendimiento en aceite en las**

posiciones del seto no disturbadas por la poda, y (ii) la poda altera las funciones de respuesta propias de la porción no podada debido a que promueve un exuberante crecimiento vegetativo en detrimento del crecimiento reproductivo.

Los cambios en el ambiente lumínico del seto estuvieron fuertemente influenciados por el crecimiento del canopy ocurrido durante la primera estación, principalmente sobre el lado podado y el tope (Fig. 2.3). En consecuencia, la densidad de hojas determinada sobre el tope podado y el lado podado, duplicó al lado sin podar (12.5 hojas L^{-1} vs. 6.9 hojas L^{-1} , respectivamente). Probablemente esta respuesta dependió más de la ruptura de la dominancia apical de las ramas podadas que de la PAR en sí misma, ya que la densidad de hojas de ambos lados podados no mostró una clara relación con la PAR recibida (Figs. 2.4b y 2.4c). En cambio, la densidad de hojas sobre el lado no podado aumentó linealmente en función de la PAR hasta maximizarse con 5 $mol\ m^{-2}\ d^{-1}$ (13% de PAR incidente) (Fig. 2.4a). Estos resultados proveen información novedosa acerca de la respuesta de la densidad de hojas (i.e., balance entre hojas nuevas y senescentes) a la cantidad PAR y de su sensibilidad de frente a la poda mecánica.

La densidad de inflorescencias medida en distintas posiciones del seto se asoció con la PAR medida en los mismos sitios durante la temporada anterior (Figs. 2.5a y 2.5b). Estos resultados confirman y extienden los hallazgos de estudios previos que utilizaron un nivel o dos niveles de sombreado artificial (Tombesi y Standardi 1977; Tombesi y Cartechini 1986). Los resultados aquí presentados permiten determinar el valor del umbral crítico de PAR (algo no posible con la información generada en esos trabajos anteriores) y corroborar que el efecto de la poda puede cambiar esta respuesta. La menor densidad de inflorescencias se ubicó en el tope podado del seto y no hubo una clara asociación con la PAR (Fig. 2.5c). En cambio en los laterales podado y sin podar, la densidad de inflorescencias se maximizó con 7 $mol\ m^{-2}\ d^{-1}$ (18% de PAR incidente) (Figs. 2.5a y 2.5b). Si bien la forma de la respuesta a la PAR fue similar en ambos laterales, las vías que determinaron el logro de esta densidad de floración fue diferente. Según se indicó anteriormente, la densidad de yemas axilares (i.e., densidad de hojas) fue mayor en el lado podado que en el no podado, pero la proporción de yemas axilares que produjo una inflorescencia fue menor sobre el lado podado. Es posible que aquellas yemas axilares del lado podado que no formaron inflorescencias estuvieran localizadas sobre ramas de crecimiento vertical, una condición que determina una menor proporción

de yemas reproductivas (Mika 1986; Genard et al. 2008; Bangerth 2009). Pero ello debe ser verificado en posteriores estudios.

También fue posible demostrar en estos experimentos, que existen funciones de respuesta a la PAR propias del cuaje, de la densidad de frutos, del peso seco del fruto y de la concentración de aceite (%) y que tales respuestas no fueron alteradas por el efecto de la poda realizada en la temporada anterior (Figs. 2.6 y 2.7).

Los resultados hasta aquí descritos permiten **aceptar la primera hipótesis**. En cambio, **la segunda hipótesis sólo se acepta parcialmente** debido a que solamente las respuestas a la PAR de algunos determinantes del rendimiento en aceite (i.e., densidad de hojas y de inflorescencias) fueron alteradas por la poda (Figs. 2.4b, 2.4c, 2.5c). En los siguientes párrafos se realiza una síntesis y discusión general de los resultados aquí mencionados.

La respuesta del cuaje ($\# \text{ frutos inflorescencia}^{-1}$) a la PAR pudo ser ajustada por una función lineal, en todo el rango de valores de PAR observado en el seto (0-50% del incidente) durante una ventana de tiempo cercana a la fase de cuaje (Fig. 2.6a). Esto indica que se necesita una alta irradiancia ($> 50\%$) para maximizar el cuaje. Los resultados aquí descriptos superan lo anteriormente conocido en olivo. Un estudio pionero (Tombesi y Standardi 1977) estableció que el cuaje disminuyó linealmente con niveles de iluminación menores al 20% de plena irradiancia pero la intensidad luminosa en esos experimentos fue medida con un luxómetro, cuyo espectro de respuesta (basada en la del ojo humano) no refleja los cambios en composición espectral de la luz que ocurren dentro de un canopeo, ni se corresponde con la función de respuesta de la fotosíntesis al flujo de fotones en la banda de longitudes de onda fotosintéticamente activas. Ello impide el uso de estos datos en modelos de simulación o predicción que incluyan los efectos de cambios en los niveles de PAR dentro del canopeo. En cambio, en esta tesis la función de respuesta del cuaje se estableció en función de la irradiancia PAR.

La densidad de frutos ($\# \text{ L}^{-1}$) en las diferentes posiciones dentro del seto disminuyó en paralelo con los niveles de irradiancia $< 20\%$ de PAR incidente, medidos alrededor del cuaje ($8 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Fue posible describir la respuesta de la densidad de frutos ajustando una única función con los datos provenientes de las porciones podadas y no podadas del seto, (Fig. 2.6b). Aquí, mis resultados superan lo recientemente

conocido en olivo (Connor et al. 2009) debido a que fue posible definir el límite inferior de esta respuesta (Fig. 2.6b). Connor et al. obtuvieron un valor umbral mayor de ($15 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) para esta respuesta utilizando el mismo cultivar ('Arbequina') en setos estrechos y altamente porosos en Toledo (España). Si bien ambos estudios utilizaron la estratificación del seto como aproximación experimental, la comparación directa es difícil porque Connor et al. (2009) consideraron cada estrato del seto como un valor único, mientras que en esta tesis, cada estrato del seto tenía asociadas distintas posiciones respecto del límite externo del canopeo. En este sentido, la discrepancia observada entre valores umbrales de PAR entre ambos ensayos podría estar asociada con interacción de otros factores que co-varían con la irradiancia en función de la posición dentro del seto. Este tema se va a discutir en una sección posterior dentro de este capítulo (Secc. 5.1.3).

El peso seco del fruto y la concentración de aceite (%) respondieron linealmente a la PAR en todo el rango observado ($0\text{-}22 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Figs. 2.7a y 2.7b). Aquí mis resultados fueron similares a los obtenidos por Connor et al. (2009), a pesar de las diferencias entre localidades (Catamarca, Argentina vs. Toledo, España), en la estructura del canopeo y en la metodología experimental utilizadas. Connor et al. (2009) encontraron que ambas variables respondieron linealmente a la PAR hasta un umbral de $25 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (60% de PAR incidente). Las pendientes de las relaciones también fueron similares entre los dos estudios (i.e., 0.02 g de peso seco del fruto mol^{-1} de PAR y 0.75% de aceite mol^{-1} de PAR). Sin embargo, el porcentaje de aceite a cosecha fue considerablemente mayor en Toledo que en Catamarca (40% vs. 26%) para un mismo nivel de PAR (e.g., $10 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Ello posiblemente refleje la depresión de la síntesis de ácidos grasos bajo altas temperaturas (García-Inza et al. 2012), que durante el período de síntesis de aceite fueron superiores en Catamarca que en Toledo. Otra causa candidata de la diferencia entre sitios sería la carga de frutos. Tombesi et al. (1999) determinaron en olivo que el sombreado ($< 10\%$ de PAR incidente) redujo el peso del fruto y la concentración de aceite sobre árboles de olivo con alta carga de frutos. En cambio, ellos no detectaron efecto del sombreado sobre ambas variables bajo condiciones de baja carga de frutos.

5.2 Respuestas a la PAR definidas a través de manipulación directa de la irradiancia

Los experimentos efectuados usando la primera aproximación (respuestas a la PAR ligadas a las distintas posiciones en el seto, Secc. 5.1.1.) fueron profundizados en experimentos en los que se manipuló directamente la PAR (usando redes mediasombras de diferente transmisividad) y focalizando las mediciones en una única posición ubicada en el exterior del canopeo. Con ello se intentó reducir los efectos de las potenciales co-variables de la PAR (e.g., la relación rojo/rojo lejano [R/RL], edad de la madera) sobre las funciones de respuesta a este último factor, ya que estos factores se modifican con la distancia a la periferia del seto. Esta segunda aproximación experimental permitió, además, definir mejor una serie de cuestiones ligadas con la respuesta a la PAR, que son consideradas a continuación.

5.2.1 Periodos críticos

Los potenciales periodos críticos para la generación del rendimiento en aceite fueron estudiados durante las fases fenológicas de inducción floral, cuaje, crecimiento del fruto y acumulación de aceite, utilizando los experimentos de manipulación directa de la PAR incidente con redes mediasombra de distinta transmitancia sobre árboles semi-aislados. El manipuleo directo del nivel de PAR en ventanas temporales discretas permite una mejor definición de los períodos críticos obtenidos utilizando la aproximación descrita en el Cap. 2. En aquella aproximación, la definición de las ventanas temporales inferidas como críticas dependen de inferencias correlativas (mejor ajuste entre variables respuesta y condiciones en ventanas supuestamente críticas) en vez de respuestas a manipulaciones efectuadas en ventanas temporales discretas.

La inducción floral es un proceso temporalmente extenso que ocurre durante la temporada previa a aquella en la que se concreta la floración y ese proceso de inducción ocurre en paralelo con el cuaje, el crecimiento de frutos y crecimiento de ramas de la

temporada concurrente (Fig. 5.1). Se conoce, además, que el carácter reproductivo o vegetativo de las yemas axilares se define durante las 6 semanas que le lleva completar su formación durante los flujos de crecimiento de primavera y otoño (Rallo y Cuevas 2008). En este sentido la tercera hipótesis planteaba que **(iii) una disminución de la PAR durante la fase de inducción floral disminuye el número de yemas axilares que diferenciarán una yema floral en la siguiente temporada**, fue verificada a través de la aplicación de 3 periodos sucesivos de sombreo (de 30 días de duración cada uno) alrededor del primer flujo de crecimiento vegetativo (temporada previa a floración) (Fig. 5.1). De este modo, fue posible determinar que la proporción de yemas florales de la siguiente temporada disminuyó en respuesta a un sombreo ($< 40\%$ de PAR incidente) temporalmente limitado (Fig. 3.8). Esta respuesta fue similar para cualquiera de los 3 periodos considerados (i.e., periodos I, II y III, Fig. 5.1). Sobre la base de estos resultados, es posible **aceptar la tercera hipótesis** planteada. La información aquí generada supera lo conocido en olivo (Tombesi y Cartechini 1986; Tombesi y Standardi 1977), ya que fue posible determinar que el efecto de un sombreo temporalmente limitado al inicio de la extensa fase de inducción floral fue irreversible, aún cuando los tratamientos se retiraron durante el periodo inductivo. Esta respuesta podría estar asociada con el nivel de carbohidratos alcanzado durante la inducción floral. La depleción de carbohidratos en respuesta al sombreo, pudo desencadenar alguna vía de regulación no reversible en la expresión de genes. El nivel de carbohidratos en las plantas también puede controlar su crecimiento y desarrollo, y al igual que las fitohormonas, actúan como mensajeros primarios en las cadenas de transducción de señales (Rolland et al. 2002). En *Sinapis alba* la transición de ápice vegetativo a reproductivo ha sido asociado con un incremento en el nivel de sacarosa *in situ*, aunque esta vía génica aún es poco conocida (Bernier et al. 1993). La identificación del periodo crítico para inducción floral aquí definido debería servir para orientar la puesta a prueba de las diferentes vías de regulación de genes candidatos. La floración de retorno también fue evaluada luego de 4 meses de sombreo desde el inicio de la acumulación de aceite hasta cosecha (Fig. 5.1). En este caso, no se observaron diferencias significativas entre niveles de sombreado posiblemente debido a que la floración de retorno fue en general muy baja (año de baja carga de frutos) (ver Apéndice VI). Pero ello también requiere ser verificado en posteriores estudios.

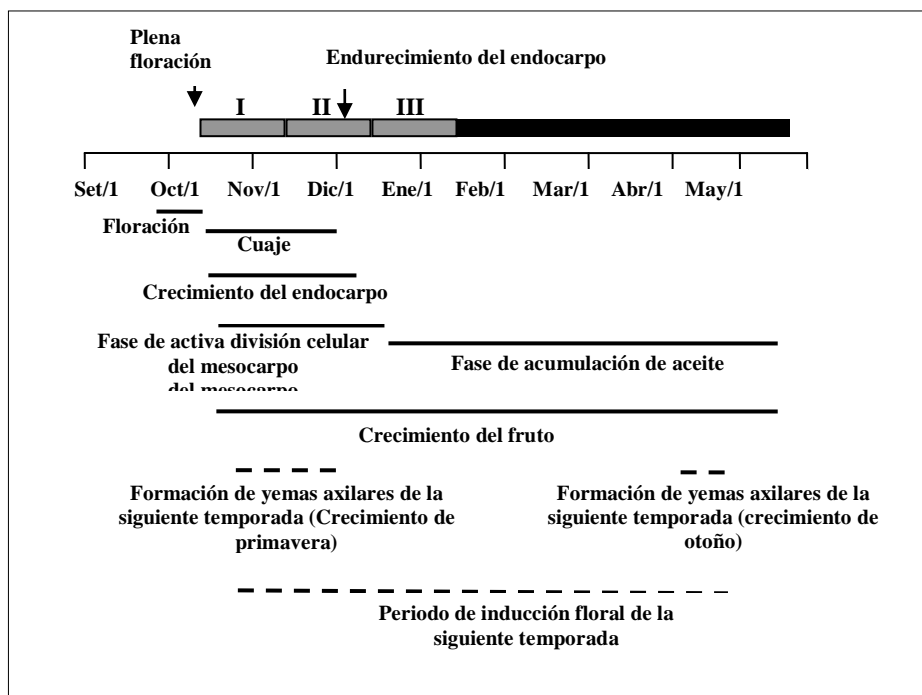


Fig. 5.1: Esquema de las fases fenológicas y de los periodos de sombreado aplicados. Los rectángulos de color gris señalan los periodos de sombreado de un mes de duración cada uno (I: 22/10/2007 a 21/11/2007; II: 21/11/2007 a 22/12/2007 y III: 22/12/2007 a 23/1/2008). El rectángulo de color negro señala el periodo de sombreado que duró 4 meses consecutivos. Las fases fenológicas correspondientes a la temporada concurrente se indica con una línea continua mientras que aquellas correspondientes a la siguiente temporada se marcaron con una línea discontinua (Adaptado de Tombesi y Standardi 1977; Connor y Fereres 2005; Rallo y Cuevas 2008).

Fue posible también discernir más claramente los periodos críticos para la definición del número de frutos y del tamaño potencial del fruto, a partir de las respuestas a los tratamientos de sombreado indicados cómo I, II y III en la Fig. 5.1. Los 3 periodos de sombreado abarcaron de forma consecutiva las fases fenológicas de cuaje, endurecimiento del endocarpo e inicio de la fase de acumulación de aceite. Las hipótesis puestas a prueba aquí establecían que **(iv) la fase de cuaje sería uno de los periodos más críticos para la definición del rendimiento en aceite** pues el sombreado aumentará la abscisión de frutos; **(v) la fase de activa división celular del fruto (alrededor del cuaje) sería otro periodo crítico** pues el sombreado durante esta fase **afectará negativamente al tamaño potencial del fruto**. En este estudio fue posible demostrar que la ocurrencia de un sombreado temporalmente limitado durante el cuaje

(entre plena floración y 30 días después de plena floración, DPF) redujo el número de frutos y consecuentemente al rendimiento en aceite (Figs. 3.7a y 3.7d). Asimismo, se demostró que un sombreado temporalmente limitado al inicio del crecimiento del mesocarpio (entre los 60 y 90 días DPF) puede reducir la concentración de aceite del fruto a cosecha y determinar un menor rendimiento en aceite (Figs. 3.7c y 3.7d). Sobre la base de estos resultados **se aceptan la cuarta y quinta hipótesis** planteadas en este estudio.

Aplicando los tratamientos de sombreado sobre árboles semi-aislados durante un periodo de 4 meses de duración (Fig. 5.1, rectángulo de color negro) fue posible demostrar que la manipulación de los niveles de PAR incidente durante la fase de acumulación de aceite (i.e., fase de llenado del fruto) puede reducir el peso seco final del fruto, la concentración de aceite y consecuentemente al rendimiento en aceite (Fig. 4.3). Sobre la base de estos resultados **se acepta la sexta hipótesis**, la cual establecía que **vi) la fase de acumulación de aceite (i.e., llenado de fruto) será otro de los periodos críticos para el rendimiento en aceite pues el sombreado disminuirá el peso seco de los frutos y la concentración de aceite, sin afectar el número de frutos.**

Estos resultados constituyen un importante avance en el estado actual del conocimiento de este cultivo, ya que era desconocido que un sombreado temporalmente limitado en etapas reproductivas tempranas pudiera determinar el rendimiento en aceite a cosecha, de modo similar a lo conocido en manzano (e.g., Lakso 2011). Asimismo, es importante resaltar que hasta ahora no se conocía en olivo, que una disminución de la irradiancia durante el llenado del fruto pudiera reducir el rendimiento en aceite como consecuencia de un menor tamaño del fruto y contenido de aceite, ya que en este caso, el número de frutos no varió en función de la PAR (Fig. 4.3). Esto podría ser importante en aquellas situaciones donde las fases finales del crecimiento del fruto ocurren bajo niveles de radiación decreciente y en aquellas en las cuales, un excesivo crecimiento vegetativo aumenta el sombreado de las hojas que proveen de fotoasimilados a los frutos del interior del canopy.

5.2.2 Habilidad competitiva entre destinos vegetativos y frutos

Utilizando las dos variantes de los experimentos de sombreado artificial aplicado sobre árboles semi-aislados, fue posible demostrar que los frutos fueron los destinos prioritarios en la utilización de asimilados con respecto al crecimiento de ramas no fructíferas (Figs. 3.5 y 4.5). Ello amplía lo conocido (e.g., Rallo y Suárez 1989; Dag et al. 2010) en tanto mis resultados indican que la habilidad competitiva de ambos destinos, bajo condiciones limitantes de PAR, cambió en función de la etapa de crecimiento del fruto en la que los árboles fueron sombreados, un aspecto no explorado en los trabajos citados. En este sentido, fue posible demostrar que un sombreado temporalmente limitado durante las fases de activa de división celular del fruto y de mayor crecimiento vegetativo, no cambió significativamente a la RGR normalizada del fruto dentro del rango de PAR estudiado (Fig. 3.5a, Tabla 3.1). En el mismo experimento, en cambio, la RGR normalizada de las ramas disminuyó con niveles < 40% de PAR incidente (Fig. 3.5a, Tabla 3.2). La habilidad competitiva de ambos destinos cambió hacia etapas más avanzadas del crecimiento del fruto. Ello se determinó a través de un periodo de sombreado de 4 meses de duración que abarcó la fase de acumulación de aceite (Fig. 5.1). En este caso, la RGR normalizada del fruto resultó sensible a niveles de PAR menores al 40% del incidente, en contraste con las ramas cuya respuesta a la PAR disminuyó marcadamente dentro de todo el rango de PAR explorado (Fig. 4.5; Tabla 4.3). Estos resultados permiten **aceptar la séptima hipótesis** de esta tesis que establecía **(vii) el crecimiento del fruto tiene prioridad en la partición de asimilados y que su crecimiento es menos afectado por una reducción de PAR que el crecimiento de las ramas.**

5.2.3 Recuperación post sombreado de los frutos

La eventual capacidad de recuperación del crecimiento de los frutos luego de un periodo breve de sombreado, capaz de reducir ese crecimiento, es una cuestión nunca antes estudiada en olivo y escasamente estudiada en otros frutales (Cap. 3). Después de retirado el sombreado, aquellos frutos creciendo sobre ramas que recibieron previamente

una menor irradiancia, acumularon materia seca y aceite a una tasa superior que los frutos del control (Tabla 3.1). En consecuencia, el peso seco del fruto a cosecha fue similar entre tratamientos (Fig. 3.7b). El aumento de la RGR del fruto después de un sombreado temporalmente limitado, indicaría que los frutos tienen la habilidad de recuperar su tamaño potencial. Tal como fuera sugerido en un estudio realizado en duraznero, donde variaron la relación fuente/destino de fotoasimilados mediante distintos niveles de raleo de frutos, esa capacidad de recuperación aumenta si el cambio de la relación fuente/destino precede o acontece durante la fase de activa división celular del mesocarpo (Grossman y DeJong 1995a). En este sentido, mis resultados evidenciaron que la mayor capacidad de recuperación de los frutos durante el post-sombreado estuvo asociada con el retiro de los tratamientos de sombreado durante la fase de activa de división celular del fruto (Figs. 3.6d y 3.6e). En cambio, la capacidad de recuperación de los frutos fue menor cuando los tratamientos de sombreado se retiraron al inicio de la fase de acumulación de aceite (Fig. 3.6f). Por esta razón **se acepta la última hipótesis** planteada en esta tesis, la cual señalaba que **(viii) la capacidad de recuperación del fruto varía según el momento de ocurrencia del sombreado, evidenciando una mayor capacidad de recuperación si el periodo post sombreado inicia antes de finalizar la fase de activa división celular del fruto.**

5.3 Respuestas a la PAR de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite: Contrastes entre experimentos

En esta sección se contrastarán las funciones de respuesta propias de cada determinante y componente del rendimiento en aceite a la PAR, derivadas de diferentes posiciones en el seto (primera aproximación experimental) con aquellas determinadas en una posición dada del exterior de la copa (0.25 m desde la periferia) bajo distintos niveles de sombreado artificial (segunda aproximación experimental). La utilización de este segundo experimento intentó reducir los eventuales efectos confundidos de otros factores (e.g., la relación R/RL, edad de la madera) que co-varían con la PAR entre posiciones, ya que estos factores se modifican con la distancia a la periferia del seto.

Según mi mejor conocimiento, el análisis aquí realizado es original dentro de la ecofisiología de esta especie y supone un importante avance en la búsqueda de funciones matemáticas simples que describan adecuadamente la generación de los componentes y determinantes del rendimiento en aceite en función de la PAR.

5.3.1 Respuestas de la intensidad de floración a la irradiancia

En este apartado se comparó la respuesta de la intensidad de floración a la cantidad de PAR, obtenida a partir de dos aproximaciones experimentales utilizadas. De este modo, la comparación se realizó entre la respuesta a la PAR derivada de distintas posiciones dentro del seto donde el sombreado está generado por las hojas (Cap.2) y la respuesta a la PAR derivada de una posición del exterior de la copa, sombreada artificialmente con telas de transmitancia neutra (Cap. 3).

La respuesta de la densidad de inflorescencias ($\# L^{-1}$) a la PAR, derivada de distintas posiciones dentro del seto, disminuyó con niveles $<20\%$ de PAR incidente ($7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Figs. 2.5a, 2.5b). En cambio, la proporción de inflorescencias ($\# \text{ yema}^{-1}$), derivada de una posición del exterior de la copa sombreada artificialmente, disminuyó con niveles $<40\%$ de PAR incidente ($23 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 3.8). Para entender las similitudes y discrepancias entre experimentos, se decidió expresar el retorno de floración del seto como $\# \text{ inflorescencias yema}^{-1}$ y presentar los resultados de ambos experimentos en un único gráfico (Fig. 5.2). La máxima proporción de inflorescencias ($\# \text{ yema}^{-1}$) fue muy similar entre estudios (ca. 60% de las yemas axilares fueron reproductivas) aunque el valor del umbral de PAR fue muy diferente entre experimentos (Fig. 5.2). Ello sugiere que la posición dentro de la copa ejercería un fuerte efecto sobre la cantidad de yemas reproductivas formadas en respuesta a la PAR. Posiciones poco iluminadas dentro del seto se asocian a una baja densidad de yemas axilares (Fig. 2.4a). Esta condición, al establecer una baja competencia entre sitios potencialmente reproductivos, permitiría alcanzar una alta proporción de inflorescencias con un menor requerimiento de carbohidratos. Esta menor demanda de carbohidratos explicaría el umbral relativamente bajo de PAR observado. En cambio, en posiciones externas de la

copa, donde la densidad de hojas es alta, los requerimientos de PAR son más elevados (Fig. 2.4a). Como se indicó en la sección 5.1. 2 de este capítulo, el nivel de carbohidratos tendría un rol importante en el control de la transición del ápice vegetativo a reproductivo de las yemas axilares.

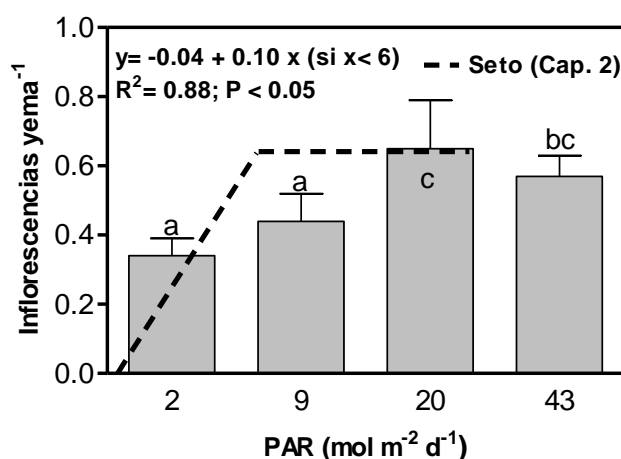


Fig. 5.2: Relación entre la proporción de inflorescencias (yema⁻¹) y la irradiancia PAR expresada en mol m⁻² d⁻¹. En la figura se muestran por un lado, los resultados obtenidos en el ensayo en que la PAR se midió en diferentes posiciones dentro del seto (línea de guiones). Por el otro lado, se graficaron los resultados obtenidos del ensayo de manipulación directa de la PAR (Cap.3), acotados a una posición fija del exterior de la copa sombreada (a 0.25 m de la periferia) (gráfico de barras). Los distintos niveles de PAR fueron manipulados utilizando redes mediasombras de distinta transmitancia (2 a 43 mol m⁻² d⁻¹).

Además de la posible competencia por carbohidratos entre yemas potencialmente reproductivas, los frutos y ramas en crecimiento también compiten por carbohidratos durante la inducción floral (ver Fig. 5.1). Nuevamente la posición dentro del canopeo podría tener un rol importante en las diferencias en los umbrales observados. Posiciones más externas e iluminadas de la copa se asocian con mayor densidad de frutos y de mayor tamaño y concentración de aceite que las internas (Figs. 2.6 y 2.7). Esto genera nuevamente una mayor competencia y, así, un mayor requerimiento de PAR en esas posiciones en comparación con posiciones dentro de la copa. Además, en el olivo se conoce que la floración de retorno es reducida por la

presencia de frutos debido al efecto inhibitor de las giberelinas, que se sintetizan durante el crecimiento del embrión, lo cual frecuentemente genera ciclos de alternancia productiva (e.g., alta carga en el año 1, baja carga en el año 2) (Rallo y Cuevas 2008). En este contexto, se puede sugerir que la sensibilidad al sombreado de las yemas axilares potencialmente reproductivas aumenta bajo condiciones de alta carga, posiblemente asociado con un mayor efecto inhibitor de las giberelinas y una depleción de los asimilados generada por una mayor competencia entre frutos.

5.3.2 Respuestas de la proporción de frutos formados por inflorescencia a la irradiancia

La proporción de frutos formados por inflorescencia en distintas posiciones del seto, aumentó linealmente en función de la PAR dentro del rango explorado (0 a 22 mol m⁻² d⁻¹) (Fig. 2.6a). Esta respuesta fue totalmente diferente cuando fue evaluada en una posición fija del exterior de la copa bajo distintos niveles de sombreado (1 a 42 mol m⁻² d⁻¹). En este caso, la proporción de frutos (inflorescencia⁻¹) medida sobre ramas ubicadas en esa posición de la copa no varió con la irradiancia (Tabla 3.3). Es posible que esta discrepancia se encuentre asociada con la jerarquía posicional en el canopeo.

Es necesario remarcar que los experimentos de sombreado proveen una mejor estimación de la función de respuesta, ya que las mediciones se centraron en una ubicación fija del canopeo (i.e., 0.25 m desde la periferia), lo cual permitió neutralizar el efecto posición. Para un mejor entendimiento de la discrepancia en la respuesta entre experimentos, se graficaron en forma conjunta ambas respuestas en función de la PAR (Fig. 5.3). Allí se ve que el número de frutos por inflorescencia medido en una posición externa de la copa no varía con la PAR. En cambio, el número de frutos cuajados en el seto disminuye linealmente asociado con la PAR y posiblemente con otros factores que co-variaron por efecto de la posición en el canopeo. Es posible suponer que las flores de las posiciones externas florecen antes que las flores de las posiciones internas. Si fuera así, ello inmediatamente establece ventajas de jerarquía posicional como ocurre en tomate (Bangerth 1989) y en maíz (Cárcova et al. 2000), lo cual determinaría que los

frutos externos establezcan una dominancia sobre los frutos del interior de la copa, desencadenando en consecuencia, una mayor abscisión de estos últimos. Ello podría explicar por qué la densidad de frutos ($\# \text{ m}^{-3}$ de canopeo sombreado artificialmente), que fue cuantificada sobre toda la mitad sombreada del árbol (i.e., posiciones externas e internas), disminuyó en respuesta al sombreado (Fig. 3.7a). Asimismo, un estudio realizado en trigo (Ghiglione et al. 2008) estableció que las jerarquías de posición afectaron la supervivencia de las flores fértiles sobre las espiguillas debido a un aumento de la autofagia, al parecer, desencadenada por una fuerte depleción en el nivel de carbohidratos.

Sobre la base de lo expuesto hasta aquí, es posible señalar que el efecto de la jerarquía posicional en el canopeo parece una de las causas candidatas más importantes para entender la divergencia hallada en la respuesta a la PAR entre experimentos.

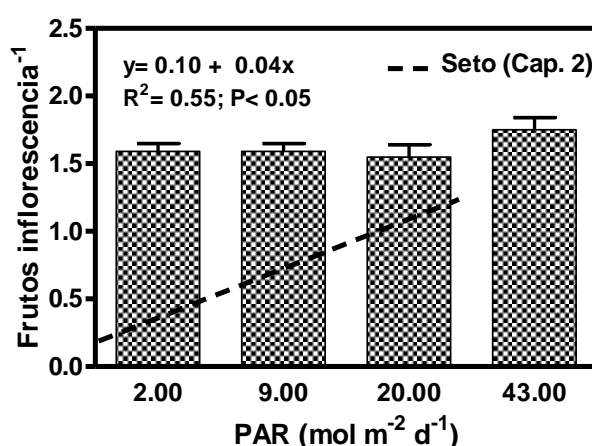


Fig. 5.3: En la figura se muestra la proporción de frutos cuajados (inflorescencia⁻¹) obtenida desde el ensayo en que la PAR se midió en diferentes posiciones dentro del seto (línea de guiones) y desde el ensayo de manipulación directa de la PAR (Cap.3) con una posición de muestreo fija en el exterior del canopeo (gráfica de barra). Los distintos niveles de PAR fueron manipulados utilizando redes mediasombras de distinta transmitancia (2 a 43 $\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

5.3.3 Respuestas de la densidad de frutos a la irradiancia

La densidad de frutos ($\# L^{-1}$) dentro del seto disminuyó con niveles de irradiancia $<20\%$ de PAR incidente alrededor del cuaje ($8 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 2.6b) mientras que bajo el sombreado artificial, el umbral de PAR fue aparentemente 3 veces mayor ($< 40\%$ de PAR incidente equivalente a $23 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 3.7a). Si bien las respuestas derivadas de ambos experimentos discrepan en su valor del umbral, es interesante resaltar que el tipo de respuesta en ambos experimentos resulta similar. Sin embargo, es importante tener presente que la densidad de frutos es la resultante de la densidad de inflorescencias y del cuaje, y de acuerdo a lo indicado anteriormente, ambos determinantes del rendimiento mostrarían una variación asociada con la jerarquía posicional en el canopeo. Por ende, para mejorar el modelado de las respuestas de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite en función de la PAR, es necesario estudiar la interacción del ambiente lumínico en función de la jerarquía posicional en el canopeo.

5.3.4 Respuestas del peso seco y de la concentración de aceite a la irradiancia

En esta sección se compararon las respuestas a la PAR del tamaño de fruto y la concentración de aceite, derivadas de diferentes aproximaciones experimentales (Fig. 5.4). Se contrastan las respuestas a la PAR derivadas de una posición fija del exterior de la copa correspondiente al experimento manipulativo (manipulación directa de distintos niveles de PAR) versus las derivadas de distintas posiciones en el seto (Connor et al. 2009 y Cap. 2 [cf. líneas discontinuas en la Fig. 5.4]). En esta figura se muestran aspectos de concordancia y diferencia (i.e., presencia/ausencia de plateau, diferencias en los valores del umbral de PAR, variaciones en las pendientes e interceptos, diferencias en el rango de PAR explorado). Dos comentarios son pertinentes aquí: a) en su conjunto, los resultados favorecen la existencia de límites superiores para el crecimiento del fruto que se torna evidente con niveles moderados de PAR, y b) más estudios son necesarios para entender el origen de las diferencias entre experimentos. Sin embargo, es importante resaltar que la respuesta a la PAR del peso seco y de la concentración de aceite obtenida a partir del ensayo manipulativo y derivada de una posición de muestreo

muy acotada en la copa, carece de ruido de factores posicionales que co-varían con la PAR, en comparación a las correlaciones obtenidas con las restantes aproximaciones.

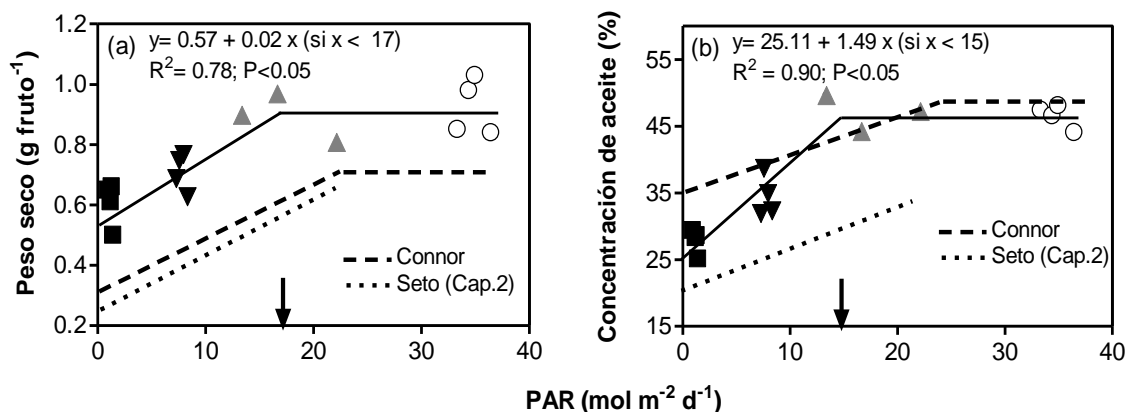


Fig. 5.4: Relaciones entre (a) peso seco del fruto y (b) concentración de aceite y la PAR, derivadas a partir de diferentes aproximaciones experimentales. Se muestran, por un lado, los resultados obtenidos en ensayos en que el PAR se midió en diferentes posiciones dentro del seto (líneas discontinuas): Connor et al. (2009) (---) y Cap. 2 (...), y por otro, los resultados obtenidos mediante manipulación directa de la PAR (Cap.4) utilizando redes mediasombras de distinta transmitancia (■: 3%, ▼: 20%, ▲: 40%, ○: 70% de PAR incidente [1 a 36 mol m⁻² d⁻¹]), acotados a una posición fija del exterior de la copa sombreada (a 0.25 m de la periferia). El rango de PAR equivalente. En las figuras, la flecha ubicada en el eje-x indica el valor umbral de PAR.

Hay varias causas candidatas que pueden explicar las diferencias observadas entre experimentos, en relación a las funciones de respuestas que se muestran en las Figs. 5.4a y 5.4b. Una de ellas estaría relacionada con las diferentes aproximaciones experimentales utilizadas (i.e., distintas posiciones vs. una posición específica en el canopeo, estimación directa e indirecta de la ventana de tiempo en la cual se presume que la PAR afecta los procesos). En relación a ello, el efecto de la jerarquía de posición en el canopeo sobre la respuesta a la PAR sería otro de los factores implicados. En la Fig. 5.4a, se aprecia claramente que la respuesta a la PAR de los frutos externos (ensayo manipulativo) alcanzaron un mayor tamaño comparado con los frutos medidos en distintas posiciones del canopeo (Connor et al. 2009 y Cap. 2). Como se indicara en párrafos previos, esta ventaja de jerarquía se podría establecer en antesis, suponiendo que las flores de las posiciones externas lleguen a florecer antes que las flores de las posiciones internas. En este sentido, al colocar los tratamientos de sombreado luego del

endurecimiento del endocarpo (Fig. 5.1) analizamos las respuestas a la PAR luego que el tamaño potencial de los frutos se hubiera definido (Hammami et al. 2011), mientras que en las correlaciones usando diferentes posiciones dentro del seto, la definición del tamaño también habría ocurrido bajo condiciones variables de PAR. Por último, la discrepancia en las respuestas a la PAR del peso seco y de la concentración de aceite entre las distintas aproximaciones experimentales, se podría explicar por variaciones posiblemente importantes en la carga de frutos entre posiciones. En este sentido, Tombesi et al. (1999) determinaron que el sombreado ($< 10\%$ de PAR incidente) redujo el peso del fruto y la concentración de aceite sobre árboles de olivo con alta carga de frutos. En cambio, ellos no detectaron efecto del sombreado sobre ambas variables bajo condiciones de baja carga de frutos. Evaluar las respuestas a la PAR desde una perspectiva fuente-destino podría ayudar a mejorar el modelado de la estructura óptima del canopeo.

El contraste realizado entre las dos aproximaciones utilizadas para explorar las respuestas de determinantes y componentes de rendimiento en aceite del olivo a la PAR, ha servido para poner en evidencia que más estudios son necesarios para entender el origen de las diferencias entre experimentos y mejorar así la calidad de la cuantificación en la respuesta a la PAR de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite. De todo lo expuesto en párrafos anteriores, se desprende que el tema objeto de estudio a ser abordado en posteriores ensayos sería la interacción entre la PAR y los otros factores que co-varían con la irradiancia y con la distancia al límite externo del canopeo. En la siguiente sección, y sobre la base de los resultados obtenidos en esta tesis, se indicarán algunas líneas de investigación que podrían ser abordadas en el futuro.

5.4 Líneas futuras de investigación y las potenciales aplicaciones de los resultados

En la sección anterior se señaló que las diferencias en las respuestas a la PAR de los componentes y determinantes, derivadas de las dos aproximaciones experimentales abordadas en esta tesis, podrían tener su origen en la interacción entre la PAR y otros factores que co-varían con las distintas posiciones en el canopeo. A medida que

aumenta la distancia al límite externo del canopeo disminuyen la PAR, la relación R/RL , y la temperatura, mientras que aumenta la edad de la madera. En tal sentido, para obtener una respuesta “pura” a la PAR, eliminando el efecto de las posibles co-variables, una posibilidad sería aplicar sombreos o iluminar artificialmente en posiciones diferentes en el seto y medir las respuestas locales a esos niveles de irradiancia.

También fue discutido anteriormente que la discrepancia en las respuestas a la PAR entre las distintas aproximaciones experimentales, podría deberse a la jerarquía posicional en el canopeo, ligada posiblemente a variaciones importantes en la carga de frutos entre posiciones. Fue sugerido que esta respuesta estaría ligada con el orden temporal en el establecimiento de los destinos de la misma categoría (flores, frutos), lo cual establece cierta jerarquía en la asignación de carbohidratos. En este sentido, las posiciones más externas se asociarían con un establecimiento más temprano de flores y frutos, instaurando una ventaja de dominancia sobre los destinos ubicados en el interior de la copa. En consecuencia, la carga de frutos disminuiría a medida que aumenta la distancia al límite externo del canopeo. Para neutralizar el efecto de la carga de frutos de la respuesta a la PAR, una posibilidad sería igualar las condiciones de PAR y carga entre posiciones ubicadas a diferente distancia al límite externo del canopeo. Para ello se podría utilizar sombreo o luces junto con el raleo de flores, frutos y yemas axilares (potenciales sitios de fructificación en la siguiente temporada) a fin de garantizar una similar carga de frutos entre sitios del canopeo. Estas cuestiones son muy importantes a ser consideradas en el diseño de futuros ensayos tendientes a establecer la relación entre la PAR y los determinantes y componentes del rendimiento en aceite.

Otro aspecto que ligado a la interacción entre la PAR y la jerarquía posicional en el canopeo, sería la disminución de la temperatura a medida que aumenta la distancia al límite externo del canopeo. Es posible que una mayor temperatura en las zonas más cercanas al límite externo del canopeo posibilite una mayor tasa de crecimiento de las flores en esa posición, otorgándoles así mayor ventaja competitiva. Para evaluar el rol del establecimiento jerárquico de los frutos sobre las respuestas a la PAR, una posibilidad sería combinar el sombreo durante el crecimiento del fruto con el calentamiento de ramas durante diferenciación floral a diferentes distancias al límite del canopeo.

Por último, otro factor que también podría estar implicado en la interacción entre la PAR y la jerarquía de posición en el canopeo, es la disminución de la R/RL asociada con el aumento de la distancia al borde de la copa. En este sentido, hay evidencias en manzano, luego de aplicar pulsos cortos de luz roja durante la noche, que la retención de frutos aumentó asociado con una reducción en el transporte de auxinas (Greene et al. 1986). Para evaluar el rol de la relación R/RL en la interacción PAR y posición en el canopeo, se podría combinar el sombreado artificial colocado en el exterior del canopeo + suplementación de luz rojo lejano (RL) (i.e., ambiente lumínico que simula las condiciones percibidas en el interior de la copa), mientras que en las posiciones del interior del canopeo se suplementaría con luz roja (R).

Concluyendo, los principales hallazgos de esta tesis radican en la obtención de las funciones de respuesta a la PAR de los determinantes y componentes del rendimiento en aceite, derivadas de distintas posiciones en el seto. Estas relaciones funcionales fueron robustecidas al contrastar el efecto de la PAR acotado a una posición externa del canopeo. Los resultados obtenidos evidenciaron la necesidad de avanzar en el conocimiento de la interacción de la PAR y el efecto de posición en el canopeo, para mejorar la calidad de la cuantificación en la respuesta a la PAR. Asimismo, fue posible definir que la inducción floral, el cuaje y llenado del fruto son periodos críticos para el rendimiento en aceite bajo PAR limitante. También se determinó que los frutos, en los cuales el período post-sombreado coincidieron con el período de activa división celular, fueron aquellos que tuvieron una mejor capacidad de recuperación. La recuperación post-sombreado del fruto como la identificación de los periodos críticos deberían servir para orientar la puesta a prueba de las diferentes vías candidatas de regulación. Por último, la información generada en esta tesis permite mejorar las relaciones funcionales utilizadas en el modelado de la estructura óptima del canopeo de olivo.

REFERENCIAS

- Acebedo M., Cañete, M., Cuevas, J., 2000. Processes affecting fruit distribution and its quality in the canopy of olive trees. *Adv. Hort. Sci.* 14, 169-175.
- Allen, M.T., Prusinkiewicz, P., DeJong, T.M., 2005. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. *New Phytologist*. 163, 869-880.
- Andrade, F. H., Ferreiro, M. A., 1986. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels Turing grain filling. *Field Crop Res.* 48, 155-165.
- Arguirrezabal, L. A., Lavaud, Y., Dosio, G. A., Izquierdo, N. G., Andrade, F. H., González, L. M., 2003. Intercepted solar radiation during seed filling determines sunflower weight per seed and oil concentration. *Crop Sci.* 43, 152-161.
- Arisnabarreta, S., Miralles, D., 2008. Radiation effects on potential number of grains per spike and biomass partitioning in two- and six-rowed isogenic barley lines. *Field Crop Res.* 107, 203-210.
- Ashmun, J.W., Thomas, R.J., Pitelka, L.F., 1982. Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. *Ann Bot*, 49, 403-415.
- Ayerza, R., Sibbett, G.S., 2001. Thermal adaptability of olive (*Olea europaea* L.) to the Arid Chaco of Argentina. *Agric. Ecosys. Environ.* 84, 277-285.
- Bangerth, F., 1989. Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiol. Plant.* 76, 608-614.
- Bangerth, F., 2009. Floral induction in mature, perennial angiosperm fruit trees: similarities and discrepancies with annual/biennial plants and the involvement of plant hormones. *Sci. Hortic.* 122, 153–163.
- Beltrán, G., Uceda, M., Hermoso, M., Frias, L., 2008. Maduración, in: Barranco, D., Fernanández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Mundi-Prensa, Madrid, España, pp. 161-183.
- Bepete, M., Lakso, A.N., 1998. Differential effects of shade on early-season fruit and shoot growth rates in ‘Empire’ apple. *HortSci.* 35, 823-825.
- Bernier, G., Havelange, A., Houssa, C., Petitjean, A., Lejeune, P., 1993. Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell* 5, 1147-1155.

Bongi, G., Long, S.P., 1987. Light-dependent damage to photosynthesis in olive leaves during chilling and high temperature stress. *Plant Cell Environ.* 10, 241–249.

Byers, R.E., Carbaugh, D.H., Presley, C.N., Wolf, T.K., 1991. The influence of low light on apple fruit abscission. *J. Hortic. Sci.* 66:7-18.

Cárcova, J., Uribe Larrea, M., Borrás, L., Otegui, M. E., Westgate, M.E., 2000. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Sci.*, 40 : 1056-1061.

Cantagallo, J., Medán, D., Hall, A.J., 2004. Grain number in sunflower is affected by shading during floret growth, anthesis and grain setting. *Field Crop Res.* 85, 191-202.

Civantos L., 2004. La olivicultura en el mundo y en España, in: Barranco, D., Fernanández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo* 5th ed. Mundi-Prensa, Madrid, España, pp. 17-35.

Conde, C., Delrot, S., Gero, H., 2008. Physiological, biochemical and molecular changes occurring during olive development and ripening. *J. Plant Physiol.* 165, 1545-1562.

Connor, D.J., 2006. Towards optimal designs for hedgerow olive orchards. *Aust. J. Agric. Res.* 57, 1067–1072.

Connor D., Fereres, E., 2005. The physiology of adaptation and yield expression in olive. *Hort. Rev.* 31: 155-229.

Connor, D.J., Centeno, A., Gomez-del-Campo, M., 2009. Yield determination in olive hedgerow orchards. II. Analysis of radiation and fruiting profiles. *Crop Pasture Sci.* 60, 443–452.

Connor, D.J., Gómez-del-Campo, M., Comas, J., 2012. Yield characteristics of N-S oriented olive hedgerow orchards, cv. Arbequina. *Sci. Hortic.* 133, 31-36.

Corelli-Grappadelli, L., Lakso, A.N., Flore, J.A., 1994. Early season patterns of carbohydrate partitioning in exposed and shaded apple branches. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 119, 596–603.

Correa-Tedesco, G., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., 2010. Plant growth and yield responses in olive (*Olea europaea* L.) to different irrigation levels in an arid region of Argentina. *Agric. Water Manage.* 97, 1829–1837.

- Dag, A., Bustan, A., Avni, A., Tzipori, I., Lavee, S., Riov, J., 2010. Timing of fruit removal affects concurrent vegetative growth and subsequent return bloom and yield in olive (*Olea europaea* L.). *Sci. Hortic.* 123, 469-472
- DeJong, T.M., Grossman, Y.L., 1995. Quantifying sink and source limitations on dry matter partitioning to fruit growth in peach trees. *Physiol. Plant.* 95, 437-443.
- DeJong T.M., Goudriaan, J., 1989. Modelling peach fruit growth and carbohydrate requirements: Reevaluation of the double-sigmoid growth pattern. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 114, 800-804.
- Dossio, G.A.A., Aguirrezábal, L.A.N, Andrade, F. H., Pereyra, V.R, 2000. Solar radiation interception during seed filling and oil production in two sunflower hybrids. *Crop Sci.* 40:1637-1644.
- Egli, D. B., 2006. The role of seed in the determination of yield of grain crops. *Australian Journal of Agricultural Research* 57, 1237-1247.
- Fereres, E., Soriano, M.A., 2007. Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *J. Exp. Bot.* 58, 147-159.
- Ferree, D.C., McArtney, S.J., Scurlock, D.M., 2001. Influence of irradiance and period of exposure on fruit set on French-American hybrid grapes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 126, 283-290.
- Ferguson, L., Rosa, U.A., Castro-Garcia, S., Lee, S.M., Guinard, J.X., Burns, J., Krueger, W.H., O'Connell, N.V., Glozer, K., 2010. Mechanical harvesting of California table and oil olives. *Adv. Hortic. Sci.* 24, 53-63.
- Finlay, R.D., and Read, D.J., 1986. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. I. Translocation of ¹⁴C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. *New Phytol.* 103, 143-156.
- Forshey, C., Elfving, D., 1989. The relationship between vegetative growth and fruiting in apple trees. *Hortic. Rev.* 11, 229-287.
- García-Inza, G., Castro, D., Rousseaux, M.C. 2012. Effect of temperature during fruit growth on fruit dry mass, oil content and fatty acid composition in *Olea europaea* L. var. 'Arauco'. VII International Symposium on Olive Growing, pp. 55.
- Genard, M., Dauzat, J., Franck, N., Lescourret, F., Moitier, N., Vaast, P., Vercambre, G., 2008. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modeling. *Trees* 22, 269-282.

Ghiglione, H.O., Gonzalez, F.G., Serrago, R., Maldonado, S.B., Chilcott, C., Cura, J., Miralles, D., Zhu, T., Casal, J.J., 2008. Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat. *Plant J.* 55, 1010-1024.

Gómez -del-Campo, M., 2011. [Summer deficit-irrigation strategies in a hedgerow olive orchard cv. 'Arbequina': effect on fruit characteristics and yield](https://doi.org/10.1007/s00271-011-0299-8). *Irrig. Sci.* DOI:10.1007/s00271-011-0299-8

Gómez-del-Campo, M., Rapoport, H., 2008. Descripción de la iniciación floral, floración, cuajado, caída de frutos y endurecimiento del hueso. *Agric.* 907, 400-406.

Gomez-del-Campo, M., Centeno, A., Connor, D.J., 2009. Yield determination in olive hedgerow orchards. I. Yield and profiles of yield components in north-south and east-west oriented hedgerows. *Crop Pasture Sci.* 60, 434-442.

Gomez-del-Campo, M., Morales-Sillero, A., Vita-Serman, F., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., 2010. Olive growing in the arid valleys of Northwest Argentina (provinces of Catamarca, La Rioja and San Juan). *Olivae* 114, 43-65.

Green, S., McNaughton, K., Wunsche, J. y Clothier, B., 2003. Modeling light interception and transpiration of apple tree canopies. *Agronomy Journal* 95, 1380-87.

Greene, D.W., Craker, L.E., Brooks, C.K., Kadkade, P., Bottecelli, C.H., 1986. Inhibition of fruit abscission in apple with night-break red light. *HortSci.* 21, 247-248.

Grossman, Y.L., Dejong, T.M., 1994. PEACH: A simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiol.* 14, 329-345

Grossman, Y.L., DeJong, T.M., 1995a. Maximum fruit growth potential following resource limitation during peach growth. *Annals of Bot.* 75, 561-567.

Grossman, Y.L., DeJong, T.M., 1995b. Maximum vegetative growth potential and seasonal patterns of resource dynamics during peach growth. *Annals of Bot.* 76, 473-482.

Grossman, Y., DeJong, T., 1998. Training and pruning system effects on vegetative, growth potential, light interception and cropping efficiency in peach trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 123, 1058-1064.

Gucci, R., Cantini, C., 2000. Pruning and training systems for modern olive growing. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia, pp. 1-144.

Hammami, S.B.M., Manrique, T., Rapoport, H., 2011. Cultivar-based fruit size in olive depends on different tissue and cellular processes throughout growth. *Sci. Hortic.* 130: 445-451

Hampson, C., Azarenko, A., Potter, J., 1996. Photosynthetic rate, flowering, and yield component alteration in hazelnut in response to different light environments. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 121, 1103–1111.

Hunt, R., 1982. Concepts in plant growth analysis, in: Arnold, E. (Ed.), *Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold Limited, London, pp. 14-46.

Iglesias, D.J., Tadeo, F.R., Primo-Millo, E., Talon, M., 2003. Fruit set dependence on carbohydrate availability in citrus trees. *Tree Physiol.* 23, 199–204.

Izquierdo, N.G., Dosio, G.A.A., Cantarero, M., Lujan, J., Aguirrezabal, L.A., 2008. Weight per grain, oil concentration, and solar radiation intercepted during grain filling in black hull and striped hull sunflower hybrids. *Crop Sci.* 48, 688-699.

Jackson, J.E., 1980. Light interception and utilization by orchard systems. *Hortic. Rev.* 2, 208–267.

Jackson, J.E., Palmer, J.W., 1977a. Effects of shading on the growth and cropping of apple trees. II. Effects of components of yield. *J. Hortic. Sci.* 52, 253–266.

Jackson, J.E., Palmer, J.W., 1977b. Effects of shading on the growth and cropping of apple trees. III. Effects on fruit growth, chemical composition and quality at harvest and after storage. *J. Hortic. Sci.* 52, 267–282.

Kasperbauer, M.J., Kaul, K., 1996. Light quantity and quality effects on source-sink relationships during plant growth and development, in: Zamski, E. y Schaffer, A. (Eds.), *Photoassimilate distribution in plants and crops, source-sink relationships*. Marcel Dekker, Inc., New York, pp. 421-440

Lakso, A.N., 2011. Early fruit growth and drop – the role of carbon balance in the apple tree. *Acta Hortic.* 903, 733-742.

Lakso, A.N., Robinson, T.L., Goffinet, M.C. and White, M.D., 2001. Apple fruit growth responses to varying thinning methods and timing. *Acta Hort.* 557:407-412.

Lauri, P.E., Costes, E., Regnard, J.L., Brun, L., Simon, S., Mooney, P., Sinoquet, H., 2009. Does knowledge on fruit tree architecture and its implications for orchard

management improve horticultural sustainability? An overview of recent advances in the apple. *Acta Hortic.* 817, 243–250.

Lavee, S., 1996. Biología y fisiología del olivo. In: Consejo Oleícola Internacional (Ed.), *Enciclopedia Mundial del Olivo*, Barcelona, España, pp. 61-110.

Lavee, S., Rallo, L., Rapoport, H.F., Troncoso, A., 1996. The floral biology of the olive: effect of flower number, type and distribution on fruitset. *Sci. Hortic.* 66, 149–158.

Lavee, S., Rallo, L., Rapoport, H.F., Troncoso, A., 1999. The floral biology of the olive. II. The effect of inflorescence load and distribution per shoot on fruit set and load. *Sci. Hortic.* 82, 181–192.

Li, S.H., Huguet, J.G., Schoch, P.G., Orlando, P., 1989. Responses of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development. *J. Hort. Sci.* 64, 541-552.

Littell, R.C., Henry, P.R., Ammerman, C.B., 1998. Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures. *J. Anim. Sci.* 76, 1216-1231.

Lombardini, L., 2006. One-time pruning of pecan trees induced limited and shortterm benefits in canopy light penetration, yield and nut quality. *HortScience* 41, 1469–1473.

MAGPyA (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca), 2004. Informe del sector olivarero: Subsector productor de aceite de oliva. Available at: [http://www.alimentosargentinos.gov.ar/informe sector olivarero](http://www.alimentosargentinos.gov.ar/informe%20sector%20olivarero) (29.06.11).

Marcelis, L., Heuvelink, E., Goudriaan, J., 1998. Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Sci. Hortic.* 74, 83-111.

Marini, R.P., Corelli-Grappadelli, L., 2006. Peach orchard systems. *Hortic. Rev.* 32, 63–109.

Mariscal, M.J., Orgaz, F., Villalobos, F.J., 2000. Radiation-use efficiency and dry matter partitioning of a young olive (*Olea europaea* L.) orchard. *Tree Physiol.* 20, 65-72.

Marsal, J., Basile, B., Solari, L., DeJong, T.M., 2003. Influence of branch autonomy on fruit, scaffold, trunk and root growth during Stage III of peach fruit development. *Tree Physiol.* 23, 313-323.

Mika, A., 1986. Physiological responses of fruit trees to pruning. *Hortic. Rev.* 8, 337–378.

Mirás-Avalos, J., Egea, G., Nicolás, E., Génard, M., Vercambre, G., Moitrier, N., Valsesia, P., González-Real, M., Bussi, C., and Lescouret, F., 2011. QualiTree, a

virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. *Trees - Struct. Funct.* 25, 785–799.

Monteith, J., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 281: 277-294.

Morandi, B., Zibordi, M., Losciale, P., Manfrini, L., Pierpaoli, E., Corelli-Grappadelli, L., 2011. Shading decreases the growth rate of young apple fruit by reducing their phloem import. *Sci. Hortic.* 127,347-352.

Navarro, C., Parra, M.A., 2004. Plantación, in: Barranco, D., Fernanández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Mundi-Prensa, Madrid, España, pp. 187-227.

Pastor Muñoz-Cobo, M. 2005. Ciclo anual del olivo y sensibilidad al déficit hídrico, in: Pastor Muñoz-Cobo, M. (Ed.), *Cultivo del olivo con riego localizado* ed. Mundi-Prensa - Junta de Andalucía, Madrid, España, pp. 61-81.

Pastor Muñoz-Cobo, M. y Humanes-Guillén, J. 2006. Poda del olivo, moderna olivicultura. Junta de Andalucía y Agrícola Española S.A. (Eds.), Madrid, España.

Pastor Muñoz-Cobo, M., Garcia-Vila, M., Soriano, M.A., Vega, V., Fereres, E., 2007. Productivity of olive orchards in response to tree density. *J. Hort. Sci. and Biotech.* 82, 555-562.

Pérez-López, D., Ribas, F., Moriana, A., Rapoport, H.F., De Juan, A., 2008. Influence of temperature on the growth and development of olive (*Olea europaea* L.) trees. *J. Hort. Sci. and Biotech.* 83, 171-176.

Proietti, P., Tombesi, A., 1996. Translocation of assimilates and source-sink influences on productive characteristics of the olive tree. *Adv. Hort. Sci* 10, 11-14.

Proietti, P., Tombesi, A., Boco, M., 1994. Influence of leaf shading and defoliation on oil synthesis and growth of olive fruit. *Acta Hortic.* 356, 272–277.

Rallo, L., Suarez, M.P., 1989. Seasonal distribution of dry matter within the olive fruit-bearing limb. *Adv. Hort. Sci.* 3, 55-59.

Rallo, L., Cuevas, J., 2008. Fructificación y producción, in: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Mundi-Prensa, Madrid, España, pp. 127-158.

Rapoport, H., 2008. Botánica y morfología, in: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Mundi-Prensa-Consejería de Agricultura y Pesca, España, pp. 39-62.

Rolland F., Moore B. y Sheen J., 2002. Sugar sensing and signaling in plants. *The Plant Cell* 14, 185-205.

Rom, C.R., 1991. Light thresholds for apple tree canopy growth and development. HortScience 26, 989–992.

Rondanini, D, Savin, R., Hall, A.J., 2003. Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. Field Crop Res. 83, 79-90.

Rosati, A., Zipancic, M., Caporali, S., Paoletti, A., 2010. Fruit set is inversely related to flower and fruit weight in olive (*Olea europaea* L.). Sci. Hortic. 126, 200–204.

Sánchez, J., 1994. Lipid photosynthesis in olive fruit. Prog. Lipid Res. 33, 97-104.

Searles, P.S., Agüero-Alcarás, L.M., Rousseaux, M.C., 2011. El consumo del agua por el cultivo de olivo (*Olea europaea* L.) en el noroeste de Argentina: una comparación con la Cuenca Mediterránea. Ecol. Austral 21, 15-28.

Solari, L.I., Johnson, S., DeJong, T.M., 2006. Relationship of water status to vegetative growth and leaf gas exchange of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks. Tree Physiol. 26, 1333-1341.

Sozzi, G., 2007. Fisiología del crecimiento de frutos, in: Árboles frutales: Ecofisiología, cultivo y aprovechamiento. (Ed.) Gabriel Sozzi, FAUBA, Buenos Aires, Argentina, pp., 309-330.

Spann, T.M., Beede, R.H., DeJong, T.M., 2008. Neoformed growth responses to dormant pruning in mature and immature pistachio trees grown on different rootstocks. J. Hortic. Sci. Biotechnol. 83, 137–142.

Talon, M., Tadeo F.R., Ben-Cheikh, W., Gómez-Cadenas, A., Mehouchi, J., Pérez-Botella, J., Primo-Millo, E., 1997. Hormonal regulation of fruit set and abscission in citrus: classical concepts and new evidence. Acta Hortic. 463, 209–217.

Tombesi, A., Boco, M., Pilli, M., 1999. Influence of light exposure on olive fruit growth and composition. Acta Hortic. 474, 255–258.

Tombesi, A., Cartechini, A., 1986. L'effetto dell'ombreggiamento della chioma sulla differenziazione delle gemme a fiore dell'olivo. Riv. Ortoflorofrutt. It. 70, 277–285.

Tombesi, A., Standardi, A., 1977. Effetti della illuminazione sulla fruttificazione dell'olivo. Riv. Ortoflorofrutt. It. 61, 368–380.

Trentacoste, E.R., Puertas, C.M., Sadras, V.O., 2010. Effect of fruit load on oil yield

components and dynamics of fruit growth and oil accumulation in olive (*Olea europaea* L.). Eur. J. Agron. 32, 249–254.

Villalobos, F.J., Testi, L., Hidalgo, J., Pastor Muñoz-Cobo, M., Orgaz, F., 2006. Modelling potential growth and yield of olive (*Olea europaea* L.) canopies. Eur. J. Agron. 24, 296–303.

Walcroft, A.S., Lescourret, F., Génard, M., Sinoquet, H., Le Roux, X., Donès, N., 2004. Does variability in shoot carbon assimilation within the tree crown explain variability in peach fruit growth? Tree Physiol. 24: 313–322.

Wardlaw, I.F., 1990. The control of carbon partitioning in plants. New Phytol. 116, 341–381.

Willaume, M., Lauri, P.E., Sinoquet, H., 2004. Light interception in apple influenced by canopy architecture manipulation. Trees 18, 705–713.

Wunsche, J.N., Lakso, A.N., Robinson, T.L., Lenz, F., Denning, S.S., 1996. The bases of productivity in apple production systems: the role of light interception by different shoot types. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 121, 886–893.

Wunsche, J.N., Lakso, A.N., 2000a. The relationship between leaf area and light interception by spur and extension shoot leaves and apple orchard productivity. HortScience 35, 1202–1206.

Wunsche, J.N., Lakso, A.N., 2000b. Apple tree physiology-Implications for orchard and tree management. The compact fruit tree 33, 82–88.

Zohary, D., Spiegel-Roy, P., 1975. Beginnings of fruit growing in the world. Science 187, 319–327.

Apéndices

APÉNDICE I

Coeficientes de determinación de los ajustes lineales o bilineales entre la PAR y los componentes y determinantes del rendimiento en aceite, derivados de diferentes posiciones en el seto y de distintos momentos de medición de la PAR (Cap. 2).

	Momento de medición de PAR	Yemas totales (# L ⁻¹)	Inflores- cencias (# L ⁻¹)	Cuaje ^b (%)	Densidad de frutos ^b (# L ⁻¹)	Peso seco ^b (g)	Aceite ^b (%)
2005- 2006	Setiembre	0.42 ^a (SP) 0.13 (P)	0.79 ^a (SP) 0.59 ^a (P)	0.31 ^a	0.13		
	Diciembre	0.57 ^a (SP) 0.04 (P)	0.80 ^a (SP) 0.63 ^a (P)	0.38 ^a	0.21		
	Febrero	0.60 ^a (SP) 0.07 (P)	0.82 ^a (SP) 0.61 ^a (P)	0.49 ^a	0.39 ^a		
	Abril	0.45 ^a (SP) 0.0002 (P)	0.82 ^a (SP) 0.47 ^a (P)	0.65 ^a	0.67 ^a		
2006- 2007	Setiembre			0.63 ^a	0.67 ^a	0.61 ^a	0.48 ^a
	Diciembre			0.55 ^a	0.51 ^a	0.55 ^a	0.38 ^a
	Febrero			0.45 ^a	0.53 ^a	0.27 ^a	0.16 ^a
	Abril						

^a $P < 0.05$ en todos los casos

^b Los ajustes lineales o bilineales se realizaron para el conjunto de datos (lados podados: lateral Este y tope, y lado sin podar: lateral Oeste)
(SP): Lateral Oeste sin podar; (P): Lateral Este podado

APÉNDICE II

Concentración promedio de granos de pólen ($\# \text{ cm}^{-2}$) determinada en trampas colocadas a 2 m de altura sobre cada estructura de sombreado, tanto en su interior como en el exterior. Los valores corresponden al valor promedio ($n=3$) \pm error estándar. Se muestran los datos para los cuatro niveles de sombreado utilizados ($P > 0.05$).

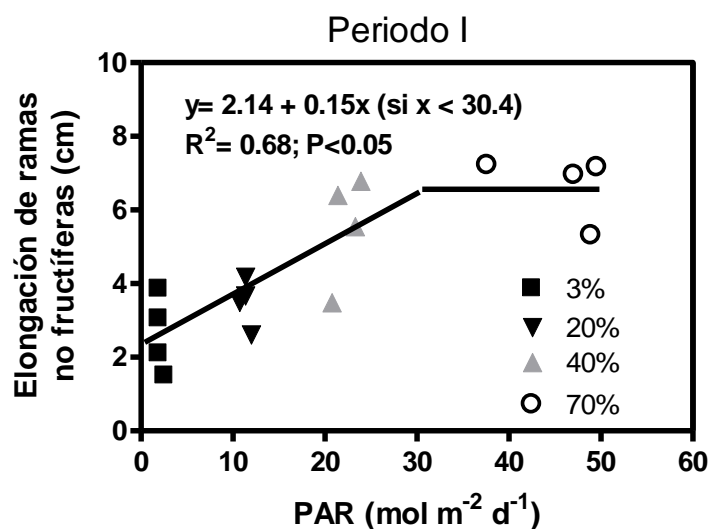
% de PAR	Granos de pólen ($\# \text{ cm}^{-2}$) ^a	
	Interior	Exterior
3%	3.48 ± 0.45	2.47 ± 0.47
20%	3.41 ± 0.44	2.95 ± 1.36
40%	3.58 ± 1.52	3.40 ± 1.21
70% (control)	3.72 ± 0.85	4.20 ± 0.80

^a Para el armado de las trampas, colocación a campo y posterior recuento, se siguieron algunas de las recomendaciones de Peralta Prieto (1998)¹ y Fonseca et al. (2002)². La dimensión de cada trampa fue 4 x 6 cm. La identificación visual de los granos de pólen se realizó con fotografías de referencia (<http://www.polleninfo.org>). El recuento se realizó con microscopio (i.e., objetivo del microscopio x100, ocular x10) sobre una sección de la trampa de pólen, teñida con unas gotas de glicero-gelatina + fuchina 0.5%. El recuento se efectuó haciendo 6 barridos (i.e., 5 campos barrido⁻¹). Las muestras de polen se recolectaron una vez por semana durante la etapa de polinización.

¹Peralta Prieto, V. 1998. Estudio de sensibilización a pólenes y análisis aeropalinológico en la provincia de Jaén durante 1995. Rev. Esp. Alergol. Inmunol. Clin. 13, 93-97.

²Fonseca, A.E., Westgate, M.E., Doyle, R.T. 2002. Application of fluorescence microscopy and image analysis for quantifying dynamics of maize pollen shed. Crop Scie. 42, 2201-2206.

APÉNDICE III



Relación entre la elongación de ramas no fructíferas medida durante el cuaje y la PAR promedio diaria medida en la porción externa de la copa sombreada (0.25 m). Los tratamientos de sombreado artificial se indican en la figura como la proporción promedio de la PAR recibida por los árboles durante el estudio (■: 3%, ▼: 20%, ▲: 40%, ○: 70% [control]). La PAR incidente diaria promedio (I_o) durante el Periodo I (i.e., cuaje) fue $63 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$.

APÉNDICE IV

Coeficientes de determinación y valor de P para los ajustes lineales entre el rendimiento en aceite determinado a cosecha final y sus componentes, derivados de una posición externa de la copa sombreada (Cap. 3). Los componentes del rendimiento en aceite fueron medidos en dos momentos (i.e., después del sombreado y a cosecha final), a excepción de la densidad de frutos, el cual fue determinado al momento de la cosecha final.

Período		Después del sombreado		Cosecha final		Densidad de frutos
		Peso seco por fruto	% de aceite	Peso seco por fruto	% de aceite	
I	Rendimiento en aceite	0.43 P= 0.01	0.40 P= 0.01	0.08 P= 0.27	0.14 P= 0.15	0.88 P <0.0001
III	Rendimiento en aceite	0.29 P= 0.04	0.36 P= 0.01	0.08 P= 0.31	0.03 P= 0.55	0

APÉNDICE V

Número de frutos (nudo⁻¹) contabilizados en ramas fructíferas ubicadas a 2 m de altura en la parte externa de la copa sombreada (i.e., 0.25 m) en 3 momentos (i.e., antes y después del sombreado, y a cosecha final). Los valores corresponden al promedio (n=4) \pm error estándar para los 4 niveles de sombreado utilizados: 3, 20, 40, y 70% (control) de PAR incidente. En todos los casos $P > 0.05$. Nótese que el número de frutos medido en el Período I “antes del sombreado” es alto porque todavía no había acontecido la abscisión natural de frutos.

Período	% de PAR	Frutos nudo ⁻¹		
		Antes del sombreado	Después del sombreado	Cosecha final
I	3%	3.61 \pm 0.71	0.66 \pm 0.15	0.66 \pm 0.14
	20%	3.29 \pm 0.43	0.60 \pm 0.08	0.60 \pm 0.12
	40%	4.06 \pm 0.80	0.61 \pm 0.03	0.61 \pm 0.02
	70%	3.60 \pm 0.24	0.73 \pm 0.13	0.73 \pm 0.13
II	3%	0.62 \pm 0.05	0.62 \pm 0.03	0.62 \pm 0.13
	20%	0.67 \pm 0.10	0.67 \pm 0.11	0.67 \pm 0.10
	40%	0.73 \pm 0.13	0.73 \pm 0.12	0.73 \pm 0.13
	70%	0.55 \pm 0.07	0.55 \pm 0.08	0.55 \pm 0.09
III	3%	0.59 \pm 0.10	0.59 \pm 0.11	0.59 \pm 0.16
	20%	0.55 \pm 0.06	0.55 \pm 0.06	0.55 \pm 0.06
	40%	0.55 \pm 0.04	0.55 \pm 0.04	0.55 \pm 0.04
	70%	0.70 \pm 0.04	0.70 \pm 0.04	0.70 \pm 0.04

APÉNDICE VI

Floración de retorno medida en la siguiente campaña (Septiembre 2008) expresada como número de inflorescencias dividido por el total de yemas axilares de ramas expuestas a los distintos niveles de sombreo en la estación de crecimiento anterior (23/1/2008 al 22/5/2008) (Cap. 4). Los valores corresponden al promedio ($n=4$) \pm error estándar para los 4 niveles de sombreo utilizados: 3, 20, 40, y 70% (control) de PAR incidente ($P > 0.05$).

% de PAR	Inflorescencias yema⁻¹
3%	0.000 \pm 0.000
20%	0.006 \pm 0.003
40%	0.008 \pm 0.008
70%	0.011 \pm 0.005